

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

И. В. ЗМИТРОВИЧ

**ЭПИМОРФОЛОГИЯ
И ТЕКТОМОРФОЛОГИЯ
ВЫСШИХ ГРИБОВ**

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2010**



И. В. Змитрович

ЭПИМОРФОЛОГИЯ
И ТЕКТОМОРФОЛОГИЯ
ВЫСШИХ ГРИБОВ

Ответственный редактор
С. П. Вассер

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2010



I. V. Zmitrovich

EPIMORPHOLOGIA
ET TECTOMORPHOLOGIA
FUNGORUM SUPERIORUM

Redactore

S. P. Wasser

PETROPOLI

2010

УДК 581.42 : 582.282 + 582.284

Змитрович И. В. Эпиморфология и тектоморфология высших грибов / под ред. С. П. Вассера. СПб., 2010. 272 с. — Folia Cryptogamica Petropolitana. 2010. No 5. — ISSN 1810-9586.

Ответственный редактор — профессор С. П. Вассер

Рецензенты — Д. В. Леонтьев, Ю. А. Ребриев, Т. С. Булгаков

В работе излагаются основы теоретической морфологии высших грибов. Рассмотрена проблема конвергенции в морфогении спороношений. Представлена система морфотипов высших грибов, намечены области ее приложения. Книга представляет интерес для специалистов, интересующихся проблемой конвергенции низших эвкариотных организмов.

Библиогр. 468 назв. Илл. 54.

Книжная серия Folia Cryptogamica Petropolitana. 2010. No 5.
<http://www.fcp.ucoz.ru>

*Исследование поддержано РФФИ
(№№ 09-04-01064-а, 08-04-00193, 08-04-98805-р_север_а)*

© И. В. Змитрович, 2010

© В. Ф. Малышева, Е. Ф. Малышева, 2010 (иллюстрации)

ОТ РЕДАКТОРА

Книга, которую читатель держит в руках, интересна. Она принадлежит перу специалиста, обладающего способностью анализировать под своим специфическим углом зрения большие массивы информации из различных областей биологии. Хочу обратить внимание читателя на некоторые важные особенности настоящего обобщения И. В. Змитровича.

Значительную часть книги он посвящает проблемам экоморф грибов. Автор показал, что с таксономическими группами, возникающими в результате арогенной (таксонообразовательной) конвергенции, экоморфы соотносятся как часть с целым. Именно поэтому в данной работе понятие экоморфы соотносится с понятием таксона и рассматривается как его комплексный адаптивный аспект.

Другой важной проблемой, рассматриваемой в книге И. В. Змитровича, является диверсификация понятия экоморфы, которое может быть приложимо как к односторонним конвергентным морфологическим образованиям, возникающим у форм с различным типом организации («планиморфа»), далее — к единым, сформировавшимся в ходе арогенной конвергенции, планам строения («текторморфа»), и, наконец, к продуктам поверхностной конвергенции в рамках единого плана строения («стиломорфа»).

Изложив свое видение проблем морфогении грибных организмов, автор предлагает оригинальную классификацию морфотипов высших грибов. Востребованность такой классификации экоморфологами и биогеоценологами очевидна, а столь объемлющая и дробно разработанная морфологическая система высших грибов предлагается впервые, поэтому разносторонний анализ данной системы и ее апробация (наполнение, как пишет сам автор, собственно экологическим содержанием) становятся интересной задачей современных исследований в указанных направлениях.

Особенностью предложенной системы является то, что названия морфотипов производятся от родовых названий наиболее характерных представителей, что позволяет избежать перегрузки неудобоваримой терминологией.

Основной положительный момент, вносимый предлагаемым в книге новым подходом, состоит, на наш взгляд, в разграничении планиморфы и тектоморфы и раскрытии диалектики этих понятий на примере конкретных морфологических феноменов.

Критики данной работы могут отметить, что «тектоника» организмов никак не связана с теми поверхностными особенностями, которые подвержены конвергенции. Однако, вне сомнений, связь такая существует, а нередко «тектоника» оказывает определяющее значение в ограничении конвергентных возможностей. Другое дело, выявить такую связь и оценить соотношение поверхностных и скрытых адаптаций в морфогенезе подчас бывает нелегко.

Например, что более «экологически значимо» — лихенизация или особенности генеративной сферы (вполне консервативной) у асковых лишайников? Во многом это зависит от вектора отбора в эволюции конкретного филума. Следует напомнить, что среди леканоровых и некоторых других групп аскомицетов есть роды, включающие как лихенизированные, так и нелихенизированные виды, распознаваемые не по типу питания, а по морфологическим особенностям апотецев и генеративных элементов. С другой стороны, выращивая *Aspergillus niger* на жидкой питательной среде в колбе можно получить мицелиальные образования, напоминающие слоевище *Cetraria*, но означают ли такие формообразования скольнибудь существенный «отрыв» таких штаммов *A. niger* от «остальных грибов»?

Структура мейоспорангиев, несомненно, скоррелирована с формой спороношения, поскольку обе определяются особенностями «модулярного» морфогенетического материала. Те же асковые грибы дают много примеров такой корреляции. Другое дело, что ультраструктура (на первый план здесь выступает септация, а не кариология) не связана непосредственно с поверхностными адаптациями, хотя более опосредованная связь имеется: мицелиальные формы с простыми порами склонны вести себя в качестве единого целого, хотя и сегментированного; это находит выражение в большей упорядоченности и детерминированности их роста (в тексте книги упоминается, что настоящая кладонная структура характерна именно для аскомицетов), в то время как для роста долипоровых форм характерны множественные абортивные явления, экстенсивность и стохастичность.

Таким образом, упорядочение автором системы стиломорф в системе тектоморф представляется нам не только возможным, но и логичным.

Диалектика текто-стиломорф позволяет по-иному взглянуть и на проблему конвергенции. «Конвергенции нет» в работе И. В. Змитровича не потому, что он ее исключил из рассмотрения, а потому, что диверсифицировал это абстрактное понятие, различая планиморфогенез, тектоморфогенез и стиломорфогенез. Это — центральный пункт работы, приближающий читателя к проблеме параллельного формообразования у грибов, которое вполне «читается» в системе, предложенной автором — с ее обилием параллельных отсылок и маркировкой параллельных морфотипов. Главным же достоинством системы является возможность понять природу этих параллельных морфотипов и оценить глубину параллелизма формообразования в каждом конкретном случае.

Оценивая монографию в целом, следует отметить ее неординарность, современный характер, высокий научный уровень. Она имеет большое значение и для усовершенствования знаний о проблеме конвергенции, т. к. дает о ней хорошее представление. Книга будет, бесспорно, интересна тем, кто интересуется вопросами теории морфогенеза.

*Чл.-корр. Национальной Академии Наук Украины,
профессор, доктор биологических наук*

С. П. Вассер

«При выделении основных жизненных форм не учитывался исторический момент, т.е. приспособительная эволюция морфологических структур в границах отдельных таксонов. Эту задачу должны решать частные системы отдельных грибных таксонов, разработанные в рамках общей системы. Объем частных систем определяется задачами исследователя, работающего с определенной группой грибов и выявляющего линии эволюции организационного и приспособительного характера, развитие явлений конвергенции в рамках изучаемого таксона».

М. А. Бондарцева (1974).

ВВЕДЕНИЕ

Конвергентная эволюция, охватывающая все таксоны и все уровни организации живого, является традиционным предметом осмысления биологами самой разной специализации (Шмальгаузен, 1968; Мейен, 1975; Любищев, 1982; Серавин, 1987; Вассер, 1989; Северцов, 1990; Бондарцева, 2001). Этот феномен обычно определяют как процесс филогенетического развития в сходном направлении генетически неродственных групп, противопоставляя его параллельному развитию как процессу филетического развития в сходном направлении первоначально дивергировавших генетически родственных организмов (Яблоков, Юсуфов, 1981). Однако, в силу монофилетичности органического мира, резкая грань между параллельным и конвергентным развитием стирается — ведь нельзя указать, где кончаются генетически близкие формы и начинаются неродственные: фактически в обоих случаях мы имеем дело с конвергенцией, только степень родства конвергирующих таксонов является разной (Алеев, 1986).

Роль среды в возникновении конвергентных образований демонстрируется бесчисленным количеством примеров и, пожалуй, ни у кого сомнений не вызывает. Менее освещенной до сих пор является обратная сторона конвергентного формообразования — наличие «внутренних факторов», канализирующих конвергентные потоки. Большое значение в понимании этих факторов имеет представление о живой системе как иерархии взаимосвязанных, но относительно независимых морфофункциональных блоков. Согласно А. М. Уголеву (1982), на одном уровне эти блоки представлены молекулами, на другом — группами молекул, на третьем — надмолекулярными структурами. По мнению этого исследователя, в процессе эволюции происходит комбинация, рекомбинация и транспозиция простых блоков. Живые системы в результате такой комбинаторики могут создавать независимым путем одинаково сложенные блоки. Изучение подобных блоков уже началось на молекулярном (Фолсом, 1982), геномном (Хесин, 1984) и клеточном (Маргелис, 1983) уровнях. На надклеточном уровне долгое время разговор о конвергенции шел с «организмоцентрических» позиций, хотя становилось все более очевидным, что «индивидуализация» организма не позволяет видеть некоторые важные

аспекты его морфогении. Отказ от процедуры индивидуализации естественным образом произошел в области, изучающей организмы с нецентрализованной регуляцией формообразования, т. е. растительные и колониальные животные организмы. По словам Н. Н. Марфенина (1993), «стало очевидным очевидное»: растения, колониальные животные и грибы построены наподобие блочных домов или детского конструктора — они состоят из гомологичных частей, модулей, представляющих их основные морфогенетические блоки. В морфологию начали входить термины «морфогенетический модуль», «модульная организация», «модульный рост», абстрагирующие исследователя от «растительной» или «животной» специфики изучаемых организмов (Fry, 1979; Rosen, 1979; Chapman, Stebbing, 1980; Ellison, Harvell, 1989). Следует отметить, что морфология растений оперировала ранее подобным по смыслу «модулю» и заимствованным из зоологии понятием «метамера» (Хохряков, 1979), или «фитомера» (Цвелев, 1993, 1997), хотя на низшие растения концепция метамерии до недавнего времени не распространялась. Крупный французский криптогамист М. Шадфо (Chadefaud, 1960, 1968) пришел к необходимости при анализе формообразования таллофитов вычленения морфогенетических блоков, называемых им кладомами и плевридиями. В последние годы своей деятельности он активно внедрял кладомную теорию в морфологию грибов и вплотную подошел к проблеме блочной эволюции и конвергенции, однако, после ухода этого исследователя, проблемы конвергенции в микологии в таком разрезе более не обсуждались.

Целью данной работы является рассмотрение наиболее общих закономерностей морфогении грибов (то есть закономерностей формообразования, взятых не в онтогенетическом, а филогенетическом аспекте) и представление их эпиморфологической системы. Важнейшими моментами при построении эпиморфологической системы грибов являлось 1) четкое разграничение уровней метамерии, для каждого из которых характерны собственные модусы морфогении и 2) понимание формы как выражения плана строения организма.

Анализ конвергентных морфологических образований под таким углом показал, что они объективно разноплановы и выражают принципиально различные аспекты биологической реальности. Среди них можно выделить планиморфы — односторонние конвергентные образования, развивающиеся у организмов с различным планом строения на основе самых общих пространственных закономерностей морфогенеза; тектоморфы — сформировавшиеся в ходе арогенной

(таксонообразовательной) конвергенции планы строения организмов; стиломорфы — продукт поверхностной конвергенции форм, реализованной в рамках единого плана строения. В работе затрагиваются все эти три типа конвергентных образований, но подчеркивается, что главным субъектом экоморфогенеза являются стиломорфы. Обобщив представления об экоморфогенезе начиная с элементарных уровней экоморфологической иерархии, мы приходим к выводу, что стиломорфы являются основными морфогенетическими радикалами таксонов — экотипов, видов, родов. Сама по себе дивергенция таксонов может быть представлена как дифференциация стиломорф. Арогенная, таксонообразовательная конвергенция ведет к «снятию» различий между дифференцировавшимися стиломорфами в рамках вновь формирующегося плана строения — тектоморфы, нового экоморфологического единства. С другой стороны, адаптивная радиация организмов, обладающих единым планом строения, ведет к повторению стиломорфогенезов на новом уровне. Закономерности образования стиломорф во многом повторяют закономерности планиморфогенеза, но не тождественны им. Это обусловлено тем, что базовые структуры тектоморфы, на которые наслаиваются поверхностные, стиломорфные новообразования, всегда ограничивают морфогенез некими пределами, «среда не может делать из организмов все, что угодно».

Осознавая необходимость разграничения тектоморфного и стиломорфного уровней при анализе морфологических образований, автор настойчиво позиционировал эти уровни в построенной эпиморфологической системе. Стилорморфы, являющиеся основным объектом экоморфологов, упорядочены в представленной системе в рамках подразделений соответствующих тектоморф.

Следует сказать, что за рамки данной работы выносятся на-полнение выделенных морфологических единиц экологическим содержанием. Однако, на наш взгляд, такое наполнение возможно *уже после* разграничения тектоморф и стилорморф. Поэтому наиболее важным автор считал вынести на обсуждение микологов и экологов, заинтересованных в разработке экоморфологических проблем сами принципы выделения (эко)морфологических единиц биоты высших грибов.

Глава 1

Основные понятия морфогении

В последнее время как в биологической систематике, так и в экологии, набирает силу противопоставление таксонов экоморфам, молекулярной генетики — морфологии, а филемы — экоморфеме. Такой подход, однако, не предполагает использования метода восхождения от абстрактного к конкретному, который в плане систематики представляется важным, поскольку исключает «распад» объекта исследования.

Однако эти тенденции уравниваются более традиционными представлениями, в центре которых остается план строения организма и необходимость дальнейшего использования в систематике морфологических феноменов, хотя и на ином уровне теоретического обобщения (Гусев и др., 2003; Еськов, 2003; Чайковский, 2003; Шанцер, 2003; Шишкин, 2003).

Придерживаясь этих традиционных представлений, своей целью мы, однако, ставим не полемику по проблеме «таксоны vs экоморфы в филогенетике и систематике», а рассмотрение ряда общих и частных морфологических проблем, базирующееся на понимании экоморфы как *определенного аспекта таксона — вне таксона и «над таксонами» не существующего*.

Все признаки адаптивны. Следует отметить, что одним из результатов вышеупомянутого «расщепления таксономической реальности» явилось учение об «адаптивных» и «инадаптивных» признаках (последние в разных работах именуются также «палингенезами», «эволюционно консервативными» признаками). Некоторая абстрактность данной концепции приводит к неутихающему спору таксономистов о «значимости», или «таксономическом весе» того или иного признака. Субъективизм в оценке признаков на предмет их «таксономической значимости» и «эволюционного консерватизма» — отнюдь не временное явление, связанное с недостатком фактических данных, а скорее свойство, определяемое постулируемой базовой дихотомией «ложная видимость» — «неоче-

видная сущность»: последняя находится «в полном распоряжении» исследователя и встраивает в себя любой эмпирический материал.

На деле же, *каждый из признаков* (или, если перейти от языка таксономиста к языку морфолога, *каждое морфологическое образование*) являются адаптивными — необходимо лишь определить их адаптивный контекст — то есть разграничить уровни адаптации, соответствующие узловым событиям таксонообразования и морфогении. И наоборот, ни один признак, ни одну морфоструктуру нельзя признать инадаптивной.

Это утверждение легко пояснить на примере нашего специального интереса. Рассмотрим плодовое тело любого представителя разнообразного мира высших грибов. Каждую особенность его внешней формы легко интерпретировать с «адапционистских» позиций — в этом отношении все «морфологи» и «филотаксономисты» будут единомышленниками.

Однако, при переходе на плектологический уровень (уровень гифальной системы плодового тела, соответствующий тканевому уровню высших животных и растений) единомыслие исчезнет, ибо многие обратят внимание на «консерватизм» основных морфогенетических модулей гриба — гифальных филаментов со специализированными производными генеративной сферы, — на их стабильность в отношении поверхностных адаптивных трансформаций плодового тела. Однако считать гифальную структуру плодового тела «инадаптивной» также нет никаких оснований: ее адаптивный характер четко просматривается, но уже *на ином уровне* — на уровне первичной (формирование осей) и вторичной (формирование коровых зон) структуры кладоталлия, обеспечивающей самую возможность существования грибного рецептакула, выносящего спороношение над субстратом.

Адаптивным морфологическим образованием являются также «консервативные» септальные поры, поскольку определяют архитектуру грибных морфогенетических модулей, рознящуюся у крупных групп, диверсификация которых связана с освоением в разное время различных адаптивных зон. Цитоскелет и клеточная стенка, обеспечивающие апикальный рост, способ питания и характер спорогенеза, определяют самое существование грибного морфотипа как адаптивного образования.

Морфология внутриклеточных органелл также адаптивна: каждая из них адаптирована к внутриклеточной среде, которая, в свою очередь, является продуктом адаптивной эволюции клетки как целого и одновременно равнодействующей внутриклеточных

адаптаций и коадаптаций. Пластинчатые митохондриальные кристы, которые мы обнаружим в клетках гриба, сходны с таковыми высших растений и животных не потому, что их форма «инадаптивна», а потому, что перечисленный пул метабонтов возник на основе определенного морфотипа эвкариотной клетки, с присущими ему, экологически детерминированными (в конечном счете) набором органелл и характером их коадаптации.

Следует, наконец, рассмотреть молекулярный уровень, т. е. ту самую «неочевидную сущность», которая нередко противопоставляется «ложной видимости» морфологов. Само по себе противопоставление молекулярных образований морфологическим связано со сложностью (а во многом и невозможностью) на современном этапе полной реконструкции биохимического и морфологического проявления генома. По словам лидера российской молекулярной биологии Е. Д. Сverdлова (1999), это связано с такими факторами как «наличие интегрирующих систем, сводящих на определенной стадии множество процессов к одному; синтез множества продуктов, кодируемых одним и тем же локусом; использование комбинации субъединиц; увеличение функциональной нагрузки на продукт...». В этом отношении первичная структура рРНК, являющаяся излюбленным объектом молекулярных кладистов, никак не может считаться «первоначалом», к которому сводима филогения таксонов и их место в иерархии живой природы: она — всего лишь фрагмент гигантского ансамбля молекулярных образований, с одной стороны имеющих индивидуальные темпы эволюции, с другой стороны, находящихся в многоканальном взаимодействии. Мутационная насыщенность генов рРНК может говорить только об их собственной филогении, протекающей *параллельно* разворачиванию ключевых событий морфогенеза и таксонообразования, связанных, в первую очередь, с перестройками регуляторных генов.

Вместе с тем, молекулярные образования, точно так же, как и образования морфологические, имеют свою *структуру* (первичная, вторичная, третичная, четвертичная), определяющую уровень архитектурной организации доменов и субдоменов, так что граница между «молекулярным» и «морфологическим» до известной степени условна. Вероятнее всего, граница эта лежит вообще в эпистемологической плоскости: под «морфологическим» понимается вполне осязаемая эмпирическая реальность, тогда как «молекулярное» представляет объект, открытый лишь частично, находя-

щийся в незавершенной фазе теоретической реконструкции, познаваемый иными методами и описываемый иным языком.

Следует подчеркнуть, что адаптивный (на строго определенном уровне) характер любого морфологического образования является его *неотъемлемым* атрибутом. В этой связи неверно считать «инадаптивными признаками» продукты нейтральных мутаций, наследующиеся сцепленно с мутациями, подхватываемыми естественным отбором в тех или иных условиях среды: они адаптивны уже потому, что в макроэволюционном масштабе морфоструктура как целое может «удержаться» только во взаимодействии с внешними условиями и только будучи постоянно «шлифуемой» ими — в этом смысле «инадаптивный признак» представляет лишь *различенный момент* морфоструктуры, выступающей в адаптивной эволюции в составе единого целого, причем *принципиально неотделимый* от ее других (в том числе, и прежде всего — адаптивных) аспектов. Этот пример хорошо демонстрирует также неэквивалентность понятий «признак» и «морфоструктура», ведущую в некоторых случаях к неверным заключениям.

Несомненно, в меняющихся экологических условиях на первый план в адаптивном отношении могут выходить различные структуры, но это вовсе не значит, что какие-либо не задействованные в конкретной адаптации структуры становятся «инадаптивными». Они «инадаптивны» только в определенном аспекте; таксон же всегда образование многоаспектное.

Некоторые исследователи, признавая разноразноуровневость адаптаций, считают тем не менее, что наиболее древние адаптации — палингенезы¹ — уже не несут никакой адаптивной нагрузки у представителей рецентных таксонов. Следует, однако, заметить, что они, являясь базисом для наслоения более поздних адаптаций, одновременно определяют существование самих адаптивных типов — грибов, билатеральных животных, сосудистых растений и т. п. Исключение из рассмотрения палингенезов ведет к «повисанию в воздухе» всех, надстраивающихся над ними, ценогенезов. В онтогенетическом аспекте палингенезы являются морфогенетической матрицей, определяющей базовую структуру организма. В этом состоит «*косвенное адаптивное значение*» палингенезов — «как звеньев в цепи морфогенетических процессов, ведущих к появле-

¹ Не в узком смысле, придаваемом этому понятию эмбриологами, а в более широком, как его понимали некоторые ботаники-филогенетики, например, Б. М. Козо-Полянский (1949).

нию необходимых для организма структур и функций» (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

Отдельно следует отметить т. н. профетические (= преадаптивные) признаки. В. А. Красилов (Krassilov, 2004), специально исследовавший этот феномен, приходит к выводу, что профетические признаки могут развиваться в различных *адаптивных контекстах* (курсив наш), сохраняя способность приобретать новую функцию в изменившихся условиях. Таким образом, об инадаптивном характере профетических признаков речь идти не может — речь идет о различных адаптивных контекстах, выдвигающих на первый план те или иные признаки. В общем аналогичное смещение акцентов верно и при анализе гетеробатмии, «эволюционных гетерохроний», когда ряд морфогенетических аспектов организма объективно находится в различных адаптивных контекстах.

Для таксономиста все вышеизложенное, казалось бы, должно явиться веским доводом в пользу необходимости использования всей совокупности уравненных в своей значимости признаков для реконструкции планов строения и архетипов — вместо погони за единственным, «решающим» признаком, каким бы важным и «сверхконсервативным» он ни казался.

С морфологической точки зрения, адаптивный характер любой морфоструктуры — посыл, делающий «адаптационистские» объяснения морфогенетических феноменов самоочевидными и малоэвристичными. На это обстоятельство, применительно к двум главнейшим модусам морфогении — полимеризации и олигомеризации, в свое время обратил внимание С. В. Мейен (1977), писавший:

«...В подавляющем большинстве случаев суждения об адаптивном значении того или иного проявления полимеризации и олигомеризации являются гипотезами *ad hoc* или суждениями *petitio principii*. Например, хотя ясно, что иглы хвойных несут фотосинтетическую функцию, но совершенно неизвестно, почему разные виды сосны имеют неодинаковое число игл в брахибласте... Учитывая непроверяемость, расплывчатость и невзвистичность большинства адаптационистских гипотез, целесообразно рассматривать явления полимеризации и олигомеризации... не с точки зрения их адаптивного смысла, а с позиций основных законов системности».

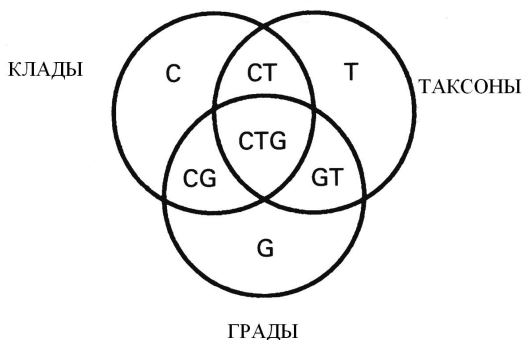
Мы полностью разделяем точку зрения Мейена по данному вопросу. Именно метамерная (модульная) теория является, на наш взгляд, наиболее адекватным инструментом познания явлений формообразования у грибов как в онтогенетическом, так и филогенетическом аспектах. Однако прежде чем перейти к развернутому

анализу известных к настоящему времени фактов в свете положений этой теории, мы считаем необходимым остановиться на ряде терминологических вопросов.

Таксономия: экоморфология + филогенетика. Известный современный мегасистематик Кавалье-Смит в своей предпоследней глобальной системе эвкариот (Cavalier-Smith, 1998) приводит интересную схему, демонстрирующую с одной стороны неэквивалентность, а с другой стороны взаимопроникновение трех базовых понятий, описывающих таксономическую реальность (илл. 1). Группы, с которыми работает таксономист, по Кавалье-Смиту, могут быть кладами, градами или таксонами, либо различными комбинациями этих категорий. В качестве примеров групп, являющихся одновременно таксонами, кладами и градами, этим автором приводятся эвкариоты и позвоночные; в качестве «чистых» клад (не являющихся таксонами) — заднежгутиковые («oristhokonts»)² и неокариоты³. Существуют также, согласно Кавалье-Смиту, клады, являющиеся одновременно градами (метакариоты), парафилетические таксоны, не являющиеся кладами (бактерии, рептилии, амфибии) и наоборот, парафилетические таксоны, не являющиеся градами (например, находящиеся на различных ступенях морфологической дифференциации и на разных стадиях редукции пластид охрофитовые водоросли). Интересный пример представляют таксоны-клады, не являющиеся градами. К таковым относится, в частности, царство животных, которое включает группу микоспоридий, полностью утерявшую триплобластический план строения в связи с облигатным паразитизмом. Более многочисленны примеры «чистых» град — как парафилетических (эубактерии, беспозвоночные, рыбы), так и полифилетических (протисты, зоофлагелляты, амебы).

² Группировка, объединяющая настоящие грибы, животных и воротничковых жгутиконосцев.

³ Искусственная группировка, объединявшая подавляющее большинство эукариотных организмов, противопоставлявшаяся Кавалье-Смитом группировке архезоев, объединявшей безмитохондриальных жгутиконосцев — парабазалий и метамонад. В настоящее время доказано, что отсутствие митохондрий у архезоев вторично. Парабазалии и метамонады объединяются ныне вместе с эвгленозоями в новую группировку — экскаваты.



Илл. 1. Взаимопроникновение основных понятий, описывающих таксономическую реальность согласно Cavalier-Smith (1998).

Интерес представляет не дифференциация автором категорий таксонов, клад и град (последние два понятия вошли в обиход уже в позапрошлом веке, благодаря трудам Геккеля и Ланкестера — Naeckel, 1866; Lankester, 1877), а *затруднение*, возникающее у Кавалье-Смита с иллюстрацией примера «чистого» таксона (область «Т» на рисунке). Намек автора, что «чистым таксоном» могут являться охрофитовые водоросли, должен быть отвергнут, поскольку сомневаться в монофилетическом происхождении охрофитовых сегодня не приходится, следовательно, эта группировка представляет «таксон-кладу» (область «СТ» на рисунке). Другой интересной особенностью является то, что, легко определив понятия клад (ветви филемы) и град (ступени организации), автор избегает определения таксонов, отмечая лишь, что они отличаются от клад тем, что могут быть парафилетическими. Но ведь могут быть и монофилетическими!

Все эти парадоксы связаны с тем, что в действительности «чистых таксонов» — свободных от «кладистической» и «градистской» составляющих — попросту не существует. Истинные таксоны — это монофилетические группы (клады), морфологическая радиация которых получила естественное ограничение конвергентно возникшим планом строения, связанным с освоением определенной адаптивной зоны, в связи с чем они всегда представляют одновременно и определенную ступень организации.

Иными словами, *истинные таксоны являются кладами и градами одновременно* (область СТГ на рисунке).

Схема, созданная Кавалье-Смитом, фиксирует абстрактное мышление многих современных таксономистов, пренебрежение ими *методом восхождения от абстрактного к конкретному*. Понимание и применение этого метода как особого пути познания целостной действительности основывается на особом соотношении категорий абстрактного и конкретного. Категория конкретного имеет два смысла. В первом — конкретное есть сама предстоящая исследованию реальность, — то, что *должно* быть изучено. Исследователю такое конкретное дается в опыте — непосредственном переживании и представлении — как предметно-чувственная целостность, не расчлененная еще в теоретическом анализе. В таком понимании конкретное — отправной пункт исследования. В ходе самого исследования непосредственно данная целостность дает «богатую расчлененность»: из нее выделяются отдельные стороны и связи, являющиеся предметом *общих абстрактных знаний*. Соотносимое с таким пониманием конкретного абстрактное является одновременно и беднее и богаче конкретного: оно есть лишь *сторона, момент* познания чувственного многообразия, но также и *проникновение в это отдельное*, его закон. Во втором смысле категория конкретного характеризует степень и глубину отражения в теоретическом мышлении реальности ее существенных взаимосвязей. В этом смысле конкретное (*теоретически-конкретное*) — значит *многостороннее*, интегральная характеристика знания об объекте.

Получение все более и более конкретного знания оказывается таким образом целью любого исследования, первым шагом которого всегда будет выделение исходного материала, затем отвлечение, «изоляция абстракции», и затем интеграция выявленных сторон в теоретически-конкретное, которое, по сути, также является [более «богатой»] абстракцией, ибо процесс познания бесконечен (Малышева, Малышева, 2004).

В данном случае, таксон — то *теоретически-конкретное*, к воссозданию которого стремится систематик. Клады и грады — *абстракции*, отражающие две различные стороны таксонообразования.

Поскольку в данном исследовании нас в большей степени будет интересовать адаптивная сторона таксонообразования, необходимо провести ревизию терминологии, связанной с изучением градистской составляющей таксонов, группирующей вокруг ба-

зового понятия этой области, своего рода «морфологического эквивалента» *грады* таксономистов — понятия *экоморфы*.

Уточнение эпиморфологической терминологии. Термин «экоморфа» был предложен в 1984 г. Ю. Г. Алеевым и В. Д. Бурдаком (1984) взамен широко распространенного термина «жизненная форма». Конкретизации этого понятия посвящена известная книга «Экоморфология», написанная первым из упомянутых авторов в 1986 г. (Алеев, 1986).

Согласно Ю. Г. Алееву, экоморфа представляет собой *целостную систему взаимоотношений эколого-морфологических адаптаций, определяющую «общую конструкцию тела организма» в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа*. При этом автор подчеркивает, что экоморфы — генетически гетерогенные комплексы, включающие представителей различных таксонов генетической системы. Более того, красной нитью через всю работу проходит противопоставление экоморф таксономическим группам. «...Экоморфы — пишет Алеев — столь же абстрактны, как любые стереометрические фигуры — шар, куб, икосаэдр и т. п. Они существуют в нашем воображении как абстрактные образы и овеществляются в реальных явлениях природы, связанных с определенным временем и местом» (там же, стр. 389).

Учение Алеева об экоморфах подверглось критике со стороны А. П. Хохрякова и В. Н. Тихомирова (1988), отмечавших концептуальную непоследовательность автора, наполнявшего понятие экоморфы то морфологическим, то морфо-физиологическим содержанием, и применявшего его то к организму как целому, то к отдельным стадиям онтогенеза, а также «неподъемность» терминологии, используемой Алеевым при классификации экоморф (так, нелихенизированные высшие грибы относятся этим автором к порядку «монобазозефптоадсон»)⁴.

Однако, базовый тезис Алеева об инвариантности экоморфогенеза относительно преобразования планов строения эволюционирующих таксонов, принципиально оспорен не был. Это было связано с господствующим в ботанике абстрактным взглядом на экоморфы (= жизненные формы, биоморфы) как на габитуальное

⁴ Термин отражает такие особенности этих организмов как адсорбтивный способ питания, прикрепленный образ жизни и приуроченность к «пассивному питательному субстрату», не контролирующему материально-энергетический обмен организма с окружающей средой.

выражение адаптации организма к тем или иным экологическим факторам, причем в силу произвольности выбора «ведущих факторов», размерность и «богатство содержания» концепций конкретных биоморф хотя и значительно варьировали, но обычно никогда не совпадали с интегральным понятием таксона, поскольку всегда оставались более «бедными» абстракциями (Humboldt, 1806; Raunkiaer, 1937; Серебряков, 1962, и т. д.).

Вместе с тем, еще в 1930-х гг. зоолог С. А. Северцов (1937) выдвинул мысль о принципиальном совпадении системы жизненных форм с генетической классификацией организмов. Позже к тем же самым выводам приходит ботаник В. Н. Голубев (1981, стр. 14), который пишет следующие строки:

«Многие признаки биоморф являются и диагностическими в смысле систематиков и приспособительными в экологическом плане. Общее число признаков жизненных форм неопределенно велико».

Ю. Г. Алеев (1986), скептически оценивая подобный подход пишет, что «принятие такой концепции означало бы, например, что дельфин как жизненная форма ближе к орангутану, чем к ихтиозавру, хотя эколого-морфологические аналогии дельфина и ихтиозавра столь же очевидны, как и отличия их обоих от орангутана» (стр. 19). Как видно, Алеев игнорирует замеченное Голубевым обстоятельство, а именно, что по мере учета как можно большего количества признаков экоморф (т. е. с учетом всех адаптивных аспектов таксона) экоморфологическая система *неизбежно приближается* к генетической.

Еще большую ясность в понимание этого обстоятельства вносит И. Х. Шарова (1981, стр. 23–24), отмечая, что

«Жизненная форма — это совокупность организмов ... с комплексом сходных экоморфологических признаков, возникших в процессе эволюции под влиянием сходных факторов естественного отбора... Указание на то, что жизненная форма должна обладать комплексом адаптивных морфологических признаков, исключает объединение форм с различным планом строения и уровнем организации».

Именно план строения является характеристикой, с одной стороны интегрирующей многоаспектные адаптации организма, а с другой стороны, вносящей определенные ограничения в формообразование и исключающий возможность существования абстрактных экоморф как «стереометрических фигур». Как отмеча-

ет Ю. В. Мамкаев (2003), «Организмы созданы не из пластилина, «среда» не может лепить из них все что угодно».

Некоторые биоморфологи, избегая понятия плана строения, которым обычно пользуются таксономисты, вводят по сути эквивалентное ему понятие паттерна организации. Как отмечает С. Н. Кирпотин (2005),

«Понятие паттерна организации является комплексным и содержит несколько аспектов: пространственный (конфигурация), функциональный (взаимоотношения), организационный (упорядоченность) и динамический (постоянное поддержание и обновление модулей в состоянии динамического равновесия с окружающей средой)».

Если за базовую и интегральную адаптивную характеристику брать план строения организма, на который могут наслаиваться самые различные поверхностные адаптации, то окажется, что дельфин на самом деле ближе, например, к человеку-аквалангисту, нежели к ихтиозавру.

Как мы полагаем, до настоящего времени в понятии экоморфы объединяется, по крайней мере 3 типа принципиально различных конвергентных морфологических образований, что делает это понятие нечетким, допускающим множественные интерпретации и предопределяет вышеупомянутые разногласия в оценках рассматриваемого аспекта биологической реальности. К этим типам относятся во-первых

Планиморфы⁵ — *конвергентные морфологические образования, развивающиеся у организмов с различным планом строения на основе самых общих пространственных закономерностей морфогенеза; эти образования всегда односторонни, никогда не носят системного характера и формируются на генетически различной основе.*

В качестве примера планиморфогенеза можно рассматривать формирование у ряда базидиомицетов гифами спорофита порообразной спороносной поверхности, почти неотличимой от таковой ряда миксомицетов, у которых эта структура образована межклеточным веществом, остающимся после преобразования гаметогенной фазы плазмодия в гамонтоцисты (илл. 2а, б). Еще один пример — внешне практически идентичные структуры, формируе-

⁵ Термин наш; образован от латинского слова *planum* (плоскость, сторона) и отражает односторонность адаптации как фундаментальное свойство такого рода морфологических образований.

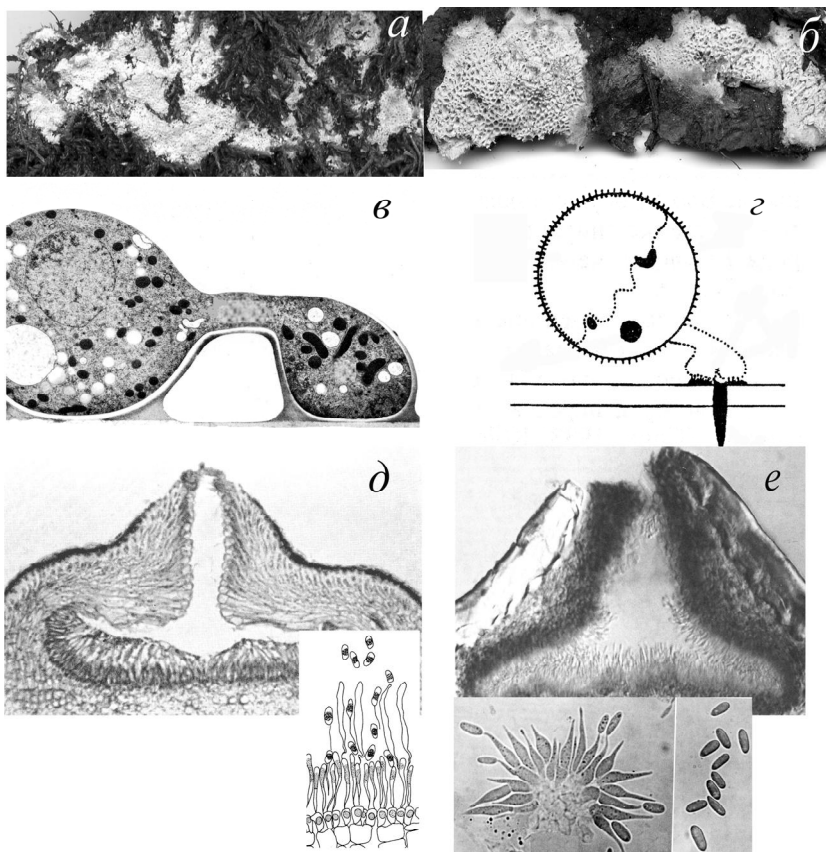
мые при прорастании базидиоспоры ржавчинного гриба *Gymnosporangium* с образованием короткой ростковой трубки с аппресорием и развитие экструзионного аппарата протиста *Plasmodiophora* при прорастании гамонтоцисты (илл. 2в, г). В первом случае основой конвергенции является универсальная тенденция к увеличению площади поверхности при минимальной затрате пластических ресурсов, во втором случае — столь же универсальная тактика закрепления и концентрации ресурсов при преодолении живыми организмами различного рода барьеров.

Планиморфами являются удивительно сходные конструкции скелетных элементов колонии гидроидных полипов *Diphasia* и шишки растения *Thuja* (Яблоков, Юсуфов, 1981), сходная скульптура оболочек спор (цист) у самых разных представителей низших эвкариот. Из этих примеров хорошо видно, что планиморфогенез затрагивает не организм как систему, а отдельные морфоструктуры, т. е. планиморфы *принципиально одноаспектны*. Планиморфы представляют собой своего рода «биологические курьезы», а познание закономерностей их формирования возможно скорее в рамках биофизики, нежели эволюционной морфологии.

Второй, и основной тип конвергентных морфологических образований представляют

Тектоморфы⁶ — *морфотипы, возникшие в результате арогенной конвергенции и представляющие систему взаимообусловленных адаптаций, формирующих в совокупности план строения организма, определяющий, в свою очередь, лимиты формообразования; это образования многоаспектные, всегда организменного уровня*. Тектоморфа являет собой ни что иное как *морфологический аспект таксона*. Это связано с тем, что в формировании таксонов всегда прослеживается конвергентная составляющая (таксонообразовательная, арогенная конвергенция). В. А. Ефимова (1996) отмечает, что при освоении организмами новой адаптивной зоны

⁶ Термин наш; произведен от греч. *tekonikós* (относящийся к строительству).



Илл. 2. Планиморфы — конвергентно сходные структуры, формирующиеся на основе принципиально различного морфогенетического материала (а-с) и тектоморфы — конвергентно сходные структуры, построенные из гомологичных модулей (д, е): а — порообразная поверхность спороношения *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *porioides* (Amoebozoa: Protostelida; ориг.), б — порообразная поверхность базидиомы *Sistotrema albolutea* (Basidiomycota: Agaricomycetes; ориг.), в — прорастающая базидиоспора *Gymnosporangium juniperi-virginianae* (Basidiomycota: Urediniomycetes) с апрессорием (по: Mims, 1991), г — прорастающая зооспоровая циста *Plasmodiophora brassicae* (Amoebozoa: Plasmodiophorida) с адгезорием (по: Карпов, 2000), д — мужской концептакул *Bossiella californica* (Rhodophyta: Florideophyceae) с развивающимися спермациями (по: Johansen, 1973), е — пикнида *Phomopsis asparagi* (Ascomycota, Fungi Imperfecti) с конидиогенными клетками и альфа-конидиями (по: Uecker, Johnson, 1991).

«...эволюционные процессы протекают путем конвергентных изменений звеньев жизненного цикла, в направлении структурного единообразия и однотипного функционирования метамеров нового типа. В предшествующие арогенезу геологические периоды политопно и полихронно, на основе различных жизненных форм, т. е. полифилетически, путем параллелизмов, ведущих к развитию гомологических рядов видовых, родовых и прочих радикалов, возникают промежуточные таксоны... При возрастании влияния биосферных факторов до критических величин усиливаются межпопуляционные гибридизационные процессы и активность отбора форм с унифицированным типом жизненного цикла. На базе этих первенцев в разных биомах Земли происходят множественные частные арогенезы, связанные с формированием радикалов видов — основателей будущих родов, семейств, порядков».

Характеристическая черта тектоморф — подобие морфогенетических модулей организмов. Генезис этих конвергентных образований наиболее подробно рассматривался А. П. Хохряковым в целом ряде работ, из которых следует отметить программную статью «Принципы классификации жизненных форм растений» (Хохряков, 1979). Данный исследователь полагает, что дивергировавшие в каком-либо отношении «жизненные формы» сохраняют в дальнейшем возможность эволюционировать сходным образом параллельными рядами, что определяется особенностями плана строения организма, т. е. специфического соотношения его морфогенетических модулей (называемых данным автором метамерами).

В связи с существованием нескольких уровней метамерии у грибов, тектоморфы могут быть различной размерности. Так, на цитологическом уровне основным морфогенетическим модулем высших грибов будет апикально растущая нить с центрипетальными септами.

Кроме того, у высших грибов можно выделить еще два уровня метамерии — таллический и кладомный.

Таллом высших (нелихенизированных) грибов дифференцирован на гипоталлий (субстратный мицелий) и вынесенные вне субстрата структуры кладоталлия (Church, 1921; Chadeaud, 1960; Corner, 1964). Первичная структура кладоталлия определяется характером роста и взаимного расположения осевых филламентов (кладомов), в то время как надстраивающаяся над первичной и нередко ее «затемняющая» вторичная структура слоевища формируется ответвляемыми от осевых филламентов плевридиями (брахикладомами), ответственными за образование псевдопаренхиматических структур медуллярной части слоевища, коровых зон и генеративных структур (Chadeaud, 1968). Осевые филламенты грибов развиваются непосредственно на гипоталлии и составляют каркас кладоталлия, определяя особенности его формы роста. В зависимо-

сти от направления роста осевых филаментов и плевридиев, а также их взаимного расположения и закрепления на субстрате выделяют несколько морфотипов (тектоморф) кладоталлия (в силу традиции именуемых также *типами структуры и формами роста* — Mattick, 1951; Barkman, 1958): простертые, коралловидные, кустистые, листоватые и т. д.

С тектоморфогенезом можно связать также явление ретроконвергенции — появления исчезнувшего признака вновь у дочерних (иногда очень отдаленно родственных) таксонов. Исследовавший этот феномен В. А. Красилов (Krassilov, 2004) отмечает, что он связан «с характером геномной памяти, сохраняющей образы потерянных основных структур, которые могут проецироваться на их производные органы» (р. 280). Хороший пример ретроконвергенции у рецентных таксонов высших грибов — образование некоторыми представителями *Polyporaceae* (*Daedaleopsis*, *Gloeophyllum*, *Lenzites*) пластинчатого гименофора путем расщепления стенок изначально трубчатого гименофора (трубчатый же гименофор произошел, в свою очередь, от первично складчатого и пластинчатого гименофоров за счет развития поперечных анастомозов между пластинками, см. Zmitrovich, Wasser, 2004). Вне всяких сомнений, морфогенетическим носителем «образов потерянных структур» является (генетически детерминированная) специфика метамеров клеточного и субклеточного (цитоскелет) уровней, ответственных за развертывание в тех или иных условиях определенных формообразовательных процессов. Эти же модули вносят и ограничение в формообразование. Именно поэтому, например, амёбы не могут превратиться в грибы, а грибы — в *Metazoa*.

Наконец, третий тип конвергентных образований являются

Стиломорфы⁷ — *продукт поверхностной конвергенции форм, обладающих единым планом строения, ведущей к образованию характерного облика организмов («стиля»), являющегося выражением их адаптации к специфическим локальным условиям.*

Как и планиморфы, стиломорфы бывают образованиями *одноаспектными*, но, в отличие от планиморф, реализуются они только в пределах *единого плана строения*. По сути, *стиломорфы — это планиморфы, «снятые» в тектоморфах*. Легкость стило-

⁷ Термин Г. Ю. Любарского (1996); в авторской интерпретации он тесно связан с понятием *стиля* в систематике (Семенов, 1900; Любичев, 1982); в данном случае этот специфический смысловой оттенок исчезает, но в сущности наша интерпретация термина мало отличается от авторской.

морфогенеза связана с идентичностью потенциального морфогенетического материала исходных тектоморф.

Обычно при образовании стиломорф перестраиваются не тектонические структуры как таковые, а соотношение длины ортотропных и плагиотропных осевых филаментов и, главное, подвергаются модификации системы поверхностных плевридиев, что ведет к формированию сходных поверхностных образований — чешуек, войлочного опушения, желатинозных слоев, слизи, пигментации и т. п.

Стиломорфы, являющиеся выражением адаптации к локальным экологическим условиям, обычно соответствующим определенному ценоциклу, представляют таким образом основные единицы экологического анализа биоты. Стиломорфами являются многие виды и группы видов высших грибов. Нередки стилорморфы родового уровня. На уровне политипических семейств единая стилорморфа в подавляющем большинстве случаев уже не просматривается (в качестве немногих исключений можно было бы привести некоторые семейства пиреномицетов — *Sordariaceae*, *Nectriaceae*, и др.).

Еще следует отметить, стилорморфы, как и тектоморфы — многоуровневые образования, и из сказанного выше ни в коем случае не следует вывод об обязательном соответствии стилорморфного уровня экоморфологического членения тому или иному уровню таксономической иерархии. *Можно говорить лишь о более выраженном стилорморфном аспекте на нижних уровнях таксономической иерархии, где дивергенция планов строения невелика.*

Поверхностные онтогенетические изменения организма, равно как и его циклические сезонные изменения также имеют очевидный стилорморфный статус.

Обычно авторы систем экоморф идут по пути терминотворчества. При этом сторонники интеграции в понятие экоморфы различных адаптивных аспектов вынуждены вводить громоздкие термины (например, ранее упоминавшийся «монобазозфаптоадсон» Алеева), тогда как сторонники дробления экоморф на «топоморфы», «трофоморфы», «хемоморфы», «климоморфы», т. е. по сути на экологические группы, вынуждены пользоваться *комбинацией терминов*, что также не очень удобно и встречает трудности при анализе материала («дикий кабан — бегающий дрімюпедобионт, годовик, эврифаг-обшарщик VI звена» — Акимов, 1954). Другой подход — использование для обозначения экоморф таксономической терминологии. Например, Пармасто (1965) пред-

лагал считать таксонами экоморфологической иерархии искусственные роды, выделенные в свое время Фризом, сохраняя за ними латинские названия. Этот подход нам кажется наиболее приемлемым, поскольку названия таксонов емки и более удобны в использовании, хотя мы предпочитаем не пользоваться таксономическими названиями, а присоединять к латинской основе (отражающей характер того или иного морфотипа — обычно по наиболее характерному и хорошо известному роду) флексию «-оидный».

Разумные ограничения градации эпиморф. Тот факт, что по крайней мере тектоморфы и стиломорфы являют собой морфологический аспект таксона, не должен быть аргументом для абсолютного отождествления понятий таксона и экоморфы. Таксон, как уже было отмечено ранее, является более «богатой» абстракцией и, несмотря на то, что в принципе полностью разложим на адаптивные аспекты различной размерности, всегда выступает двояко. «Эпиморфологическая» составляющая таксона представляет систему выраженных актуальных адаптаций. Ее мы и именуем экоморфой (стиломорфой). Не поддающаяся непосредственному наблюдению «текторморфологическая» составляющая таксона — это базовые, но в то же время латентные адаптации — палингенезы («экологически инертные» признаки — М. А. Бондарцева, 1972), отражающие следы адаптивной радиации более высокого уровня. Учитывая, что экоморфологический анализ биоты является практикой, прежде всего, ценологических исследований, *при выделении экоморфологических единиц на первый план выступают именно актуальные адаптации*. Поэтому, основной единицей здесь должны быть стиломорфы. Обобщающими уровнями экоморфологической классификации, в случае необходимости их введения, будут тектоморфы различной размерности. Обычно, принимая во внимание задачи экоморфологического исследования (а именно, *учет актуальных адаптаций*), промежуточные тектоморфологические уровни опускаются, хотя в некоторых специальных исследованиях флорогенетического и ценогенетического характера введение этих уровней просто необходимо.

Учитывая многоуровневость как таксономической, так и экоморфологической иерархии, а также специфические отношения между таксоном и экоморфой как целым и частью, общей закономерностью экоморфологического членения биоты будет его одношаговое «запаздывание» относительно членения таксономического. Так, выделяемая нами (см. гл. 4) камарофиллоидная стиломорфа (один из верхних уровней членения агарикоидных экоморф, харак-

теризующий грибы со сводчатыми, низбегающими на ножку пластинками) охватывает ряд представителей семейств *Hygrophoraceae*, *Gomphidiaceae*, *Paxillaceae*, *Tricholomataceae* (промежуточный тектоморфный уровень), т. е. соответствует более дробному «таксономическому эквиваленту». Следующий стилорморфный уровень членения будет соответствовать таксономическим родам или группам родов: собственно камарофиллоидная стилорморфа (*Camarophyllus*, *Cuphophyllus*, *Hygrophorus*, *Hygrocybe*), гомфидиоидная стилорморфа (*Gomphidius*, *Chroogomphus*, *Pholiotina*), клитоцибоидная стилорморфа (*Clitocybe*, *Leucopaxillus*, *Hygrophoropsis*, *Cantharellula*...), омфалоидная стилорморфа (*Omphalina*, *Xeromphalina*, *Laccaria*). Интересно отметить, что многие современные, более узко понимаемые роды, «вышли» в то или иное время из образований, соответствующих стилорморфам этого уровня (*Cuphophyllus* из *Camarophyllus*; примеры можно умножить — взять хотя бы дробление родов *Polyporus* или *Pleurotus* в XIX—XX вв.).⁸ С другой стороны, как мы видим, представленный уровень экоморфологического членения, хотя в целом уже более явственно соответствует таксономическому, тем не менее все равно «запоздывает», допуская включение почти в каждый круг стилорморф генетически чужеродный элемент (*Pholiotina* среди гомфидиоидных грибов, *Laccaria* среди омфалиоидных). Отсеивание этих элементов возможно в ходе еще одного цикла текто-стиломорфного членения, хотя, вновь следует подчеркнуть, в данном случае она должна определяться целесообразностью, диктуемой целями анализа.

Из вышеизложенного следует, что нижним пределом экоморфологического членения будет исчерпание актуальных адаптивных характеристик таксона, после которого экоморфологическая классификация становится попросту бессмысленной. Практика показывает, что таким уровнем является как раз уровень, в большей или меньшей степени соответствующий родовому.

⁸ Очевидная закономерность дробления надвидовых таксонов с течением времени, объяснимая в рамках гегелевской теории движения понятий, привела Э. Пармасто (1968) к заключению, что эволюция жизненных форм и систематических категорий у грибов «связаны между собой теснее, чем у цветковых растений». В таком утверждении есть субъективный момент: во времена появления этой идеи ботаники пребывали «под гипнозом цветка», недооценивая таксономического значения признаков вегетативной сферы, а микологи, наоборот, по методическим причинам строили свои биоморфологические классификации, основываясь только на особенностях плодовых тел — главной диагностической структуры высших грибов.

Сходные идеи высказывают К. Н. Несис и Ч. М. Нигматуллин (2003). Согласно этим авторам,

«...Жизненная форма — обобщающая морфоэкологическая характеристика живого, дающая представление об облике организма как целого, его месте и функциональной роли в экосистеме... По правилу Гаузе два вида не могут занимать одну экологическую нишу, следовательно, элементарной единицей иерархии жизненных форм должен быть вид или несколько экологически идентичных аллопатричных викарирующих видов... Вид — это вырожденный предел (в математическом смысле слова), идеальный нижний предел иерархии жизненных форм, на котором она неизбежно теряет свое прикладное, предсказующее значение. Чтобы выделить и подчеркнуть общие черты жизненного облика, пренебрегая специфическими различиями, единицей классификации жизненных форм следует брать род или группу родственных видов одного рода».

К этому необходимо добавить, что вследствие своего специфического статуса, экоморфологические единицы могут не совпадать в границах своего членения с границами таксонов, поскольку, с одной стороны, путем сочетания различных адаптивных аспектов можно добиться построения экоморфемы, разнообразие нижних градаций которой будет на несколько порядков превышать видовое разнообразие (Хохряков, 1979), тогда как с другой стороны, один вид или даже один онтогенез могут характеризоваться множеством экоморфологических состояний. Последнее обстоятельство будет нами более подробно рассмотрено в разделе, посвященном экоморфоциклу, здесь же необходимо подчеркнуть следующее: *экоморфологическая классификация организмов в большей степени зависима от целей и задач исследования и, в сущности, должна носить конвенциональный характер*. Причем, речь идет не о «плюралистическом конвенционализме» (Павлинов, 2003), а о конвенционализме, диктуемом логикой *восхождения от абстрактного к конкретному*, предполагающего соотнесения каждой частной классификации с интегральной характеристикой объекта.

Глава 2

Стиломорфогенез и видообразование

Комплексный эволюционно-генетический подход к видообразованию у грибов является актуальной задачей — об этом свидетельствует как субъективизм в понимании видовых критериев рядом «гербарных микологов», так и редукционизм микологов экспериментальных, сводящих подчас видовые различия к интересности изолятов (см. обзор Petersen, 1995), либо различиям в структуре фрагментов и спейсеров рибосомальной ДНК (Smith, Anderson, 1989; Hibbett et al., 1995; Hallenberg et al., 1996; Nilsson et al., 2003, и др.) и полностью исключаящих из рассмотрения морфобиологическую сторону видообразования.

Основными составляющими такого подхода, на наш взгляд, являются вопросы о дифференциации элементарных приспособительных структур и морфобиологических конституций, их экопического закрепления и изоляции, а также дальнейшей ценогеографической эволюции.

Базовые определения. Под видом в самом общем случае следует понимать *«наименьшую единицу разнокачественности дискретных объектов мира, ...наименьшую единицу дискретности на таксономическом уровне»* (Арефьев, 2003а). В отношении биологического вида следует также сказать, что история возникновения и развития этого понятия и его семантический статус неразрывно связывают вид с некоей морфологической определенностью: *«Вид — дискретно-целостно-устойчиво-селектогенно-исторический поток жизни, характеризующийся комплексной морфобиологической индивидуальностью, относительно закрытой уникальной генетической системой, специфической структурой и неповторимой эволюционной судьбой»* (Агаев, 1998). Наконец, внутренняя структурированность вида, понимание его как системы (Вавилов, 1931; Вассер, 1986), причем системы эволюционирующей и находящейся в непрерывном взаимодействии со средой, позволяют также говорить, что *«Вид — это такая стадия эволюционного процесса, когда совокупность родственных популяций, про-*

исходящих из одного филогенетического корня и объединенных некоторыми общими признаками, образует в процессе приспособления к заселяемым местообитаниям систему экотипов и геоэкотипов, не налегающих друг на друга пространственно и не служащих на большей части ареала продолжением экотипов другого видового комплекса популяций» (Синская, 1948).

Учитывая задачи данного анализа, последнее определение целесообразно взять за основу раскрытия экологических аспектов видообразования у грибов, поскольку в нем оказывается задействованным элементарный и основной материал видообразования и морфогенеза.

К такого рода материалу относится прежде всего популяция — *«совокупность особей определенного вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определенное пространство..., внутри которого практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции»* (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Для грибов, с их вездесущими пропагулами, делающими собственно географические изоляционные барьеры неэффективными (Змитрович и др., 2003), основным субъектом видообразования является ценопопуляция — *совокупность особей вида, в течение большого числа поколений ассоциированная с конкретными контурами растительности определенного цикла, выраженность изолирующего влияния которых определяются их конфигурацией и степенью ригидности чуждой ценотической среды.*

Гетерогенная и флуктуирующая среда индуцирует дифференциацию в недрах ценопопуляции модификантов — особей, уклоняющихся по ряду признаков от усредненного типа в пределах нормы реакции организма. Модифицированное состояние признака в определенных условиях среды получило название экофена (Turesson, 1930). Модификант, *четко ассоциированный с определенным экологическим режимом*, именуется *экадой*. В принципе, экада определяется отклонением от нормы отдельных признаков организма, не затрагивающим его конституцию, поэтому в реальных ситуациях с экадами в чистом виде исследователь встречается довольно редко. Так, трутовик *Phellinus nigricans*, в зависимости от состояния субстрата дает эвтрофную экаду — *f. alni*, приуроченную к живым, обычно крупномерным деревьям главным

образом широколиственных пород и характеризующуюся крупными базидиомами с тупым краем, и олиготрофную экаду — *f. betulae*, приуроченную к мертвой, обычно мелкомерной древесине (главным образом березы), характеризующуюся четко очерченным валикообразным краем и мелкими базидиомами с неширокими слоями годичного прироста.

Адаптивная трансформация в пределах генетически закрепленной нормы реакции организма делает экаду, на первый взгляд, образованием, малоперспективным в эволюционно-морфологическом плане. Однако при таком подходе не берется в расчет длительный, исторический характер воспроизведения экологических режимов, вызывающий к жизни определенные экады. А между тем временной фактор играет в этой первичной экотопической дифференциации популяции двоякую роль. Во-первых, постоянное воспроизведение экад в том или ином местообитании имеет свою обратную сторону, заключающуюся в той или иной степени подавления в этих же местообитаниях «нормальных» особей (до полной их элиминации в экстремальных местообитаниях). Постоянное повторение такой ситуации в чреде поколений ведет в конечном итоге к генетическим сдвигам внутри ценопопуляции, а именно, к статистически значимому «заполнению» *различными* мутациями ее различных экотопических фрагментов (формирование т. н. экоэлементов). Во-вторых, сами по себе экады с течением времени имеют тенденцию к выработке конституциональных сдвигов, ведущих к их «закреплению» в пространстве действующих экологических факторов и наиболее оптимальному его использованию. Обусловлено это существованием коррелятивно связанных систем признаков. Конституциональный сдвиг у высших грибов происходит путем трансформации элементов первичной (осевые филаменты, определяющие особенности формы роста) и коррелятивно связанной с ней вторичной (плевридии, ответственные за образование генеративной сферы и коровых зон) структуры кладоталлия, а у облигатно паразитических организмов с редуцированным кладоталлием — преимущественно путем морфофизиологической перестройки гипоталлия — субстратного мицелия.

В несомкнутых оstepенных сосняках нами было выявлено интересное явление образования морфологически пластичным грибом *Thelephora terrestris*, а также листоватым лишайником *Cetraria islandica* кладоталлия в виде приземистых вывернутых воронок, существенно отличающихся по конструкции от «усредненного» морфотипа этих таксонов (илл. 3). Мы связываем эту

формообразовательную тенденцию с воздействием на редкотравье и напочвенные таллофиты интенсивного воздушного потока. В таких условиях все компоненты напочвенного покрова максимально приближаются к поверхности почвы, термический режим которой наиболее стабилен. Среди многолетних сосудистых растений здесь наблюдается целый ряд простратных и ползучих форм, в то время как долговременно существующие ортотропные лишайники и грибы перестраивают свою форму роста за счет усиления роли радиально-ориентированных и нисходящих («фонтанных») филаментов, что ведет к образованию приземистого, вывернуто-воронковидного кладоталлия. Параллельно этому у рассматриваемых таллофитов вырабатываются и другие особенности конституции: гиперксероморфизм за счет некоторой лептозомности и уплотнения коровых зон, вырабатываются зачаточные приспособления для закрепления на песках (рост цетрарий плотной дерниной, как правило, инкорпорированной в «матрикс» кладоний; «поиск» *Th. terrestris* (var. *infundibuliformis*) приземистого форофита — чаще всего им оказываются те же кладонии а, в отсутствие такового, — выработка грибом ножковидного основания.

Длительное воспроизведение экад обычно всегда сопровождается как генетическим сдвигом в соответствующих субпопуляциях, так и их конституциональным сдвигом, появлением нового признакового радикала, что в конечном итоге выводит данные субпопуляции на новый эволюционный уровень, именуемый экотипом.

Экотип — «*группа естественных популяций, родственных по своему происхождению, приспособленных к условиям данной климатической области или к определенным местообитаниям внутри этой области, способная к самовоспроизведению при более или менее постоянном комплексе экологических факторов, состоящая из биотипов, сходных, помимо видовых признаков, еще и по некоторым морфобиологическим наследственно константным (экотипическим) признакам и могущих в той или иной степени варьировать по другим признакам*» (Синская, 1948). Изначальная локальная дивергенция экотипов (экотипы уподобления⁹,

⁹ Экотипы, возникающие под давлением мощных унифицирующих факторов формообразования, например, лентовидные формы в норме коралловидно-разветвленных рогатиковых грибов (представители родов *Ramariopsis*, *Clavulina*, *Clavaria*), ассоциированные с загущенными травостоями.

экотипы дифференциации¹⁰) в зависимости от пространственных масштабов воспроизведения первичных ценотипов приводит к становлению региональных экотипов различной размерности — вплоть до климатипов.



Илл. 3. Сосняк сухотравно-лишайниковый (1) и приуроченные к нему приземисто-воронковидные экотипы *Thelephora terrestris* (2) и *Cetraria islandica* (3).

¹⁰ Морфологически рознящиеся экотипы в условиях ценотической гетерогенности.

Экотип — это уже *система* ценопопуляций, в силу гетерохронности протекающих в них процессов пока еще генетически гетерогенная, но *сохраняющая в динамическом состоянии определенный признаковый радикал*. Именно в таком динамичном процессе происходит диверсификация изореагентов (термин, обозначающий *эпифеномен конституционального адаптивного синдрома*) на экоэлементы (*в различной степени генетически закрепленные конституциональные типы — ядра экотипов*) и экофены — *генетически незакрепленные конституциональные сдвиги*, носители которых постепенно «вымываются» из конкретных местообитаний по мере утверждения и экспансии экотипов, сопровождаемых генетической перестройкой соответствующей субпопуляции.

Такое понимание вида диктует необходимость выработки системы таксономических придержек для адекватного конкретному этапу познания описания и иерархического структурирования внутривидового полиморфизма. На наш взгляд, категория подвида (*subspecies*) в микологии (как в зоологии, так и в ряде ботанических работ) должна соответствовать *географически изолированным макропопуляциям*; у грибов существование таковых — явление, достаточно редкое. Категория разновидностей (*varietas*) должна соответствовать (и в таксономической практике обычно соответствует) *экотипу*, а категория формы (*forma*) — *экофену или экаде*, хотя в оценке статуса формы среди систематиков единства не наблюдается. К отдельным формам нередко относят онтогенетические и сезонные состояния грибов, субстратно-специализированные линии.

В качестве примера рассмотрим возможную схему внутривидовой дифференциации *Phellinus nigricans*:

var. *nigricans* (край выраженный, валикообразный);

f. *nigricans* (эвризомная; на живых и усыхающих иве, березе, широколиственных породах);

f. *betulae* (лептозомная; на сухих березах);

var. *alni* (край тупой, гипертрофированный; по мере истощения субстрата гипертрофия сглаживается);

f. *alni* (эвризомная; на живых и усыхающих деревьях ольхи, боярышника и многих широколиственных пород);

f. *piri* (лептозомная; на усыхающих и сухих деревьях рябины, яблони, груши);

var. *populicola* (край вначале слегка туповатый, затем хорошо выраженный);

- f. *populicola* (эвризомная; на живых осинах, реже других видах тополей);
f. *cinereoides* (лептозомная; на усыхающих березах и осинах)

При описании любых, в том числе внутривидовых, таксонов исследователь неизбежно выбирает некие усредненные модальные типы, до определенной степени абстрагируясь от ряда промежуточных морфологических образований, граничных онтогенетических состояний. В частности, *P. nigricans* var. *populicola* в ряде случаев очень сложно, а на ювенильных стадиях практически невозможно дифференцировать от *P. nigricans* var. *alni* — невозможно, разумеется, на современном этапе; в этом состоит субъективный момент реального процесса познания природного многообразия форм.

Специфика путей видообразования у грибов. Каждый вид существует как более или менее развитая система экотипов и экад, большая часть которых является слепыми ветвями видовой филогенетической древа (в рассмотренном выше примере лишь *P. nigricans* var. *alni* можно признать за анцестральный экотип видовой системы *P. neolundellii*). Превращение экотипов в виды в общем случае связано: 1) со становлением морфологической определенности — т. е. элиминацией части спектра промежуточных форм с образованием гиатусов по нескольким (как обычно принимается систематиками, минимум по двум независимым) признакам, 2) с формированием изолирующих механизмов, затрудняющих или делающих невозможным обмен блоками генетической информации с анцестральными и сестринскими экотипами, 3) занятию определенной экологической ниши; формирование ценоареала. Конечно, все эти три момента необходимо рассматривать во взаимосвязи.

1) Элиминация, т. е. выпадение неприспособленных особей и форм (экозлементов) внутри единой экотипической популяции, может носить избирательный (в условиях локальных экологических режимов, см. выше) и неизбирательный (в условиях флуктуаций общего экологического режима) характер. В действительности же имеет место наложение избирательной и неизбирательной элиминации, причем второй ее тип — за счет статистических эффектов дрейфа генов — также приводит к генетической перестройке популяции (Шварц, 1980). В зависимости от вектора и интенсивности отбора элиминироваться может большая часть полиморфного диапазона, либо по градиенту элиминирующего фактора сохраняется видимость более или менее постепенных, клинальных переходов (см. Huxley, 1939).

Клиноватая изменчивость хорошо просматривается между такими парами видов как *Stereum hirsutum* — *S. fasciatum*, *S. hirsutum* — *S. subtomentosum*; *S. rugosum* — *S. gausapatum*; *Funalia gallica* — *F. trogii*, и нек. др. Ряд микологов при выявлении случаев клиноватой изменчивости идет по пути объединения крайних вариантов клина в единый вид, без многостороннего исследования других критериев видовой дифференциации.

В целом же ряды вариантов признаков в процессе изменения состава популяции постепенно передвигаются в одну сторону, а противоположная часть рядов постепенно элиминируется, и в результате создается новый радикал, который характеризует новый, постепенно формирующий вид (Синская, 1948).

2) Изоляция. Неэффективность географических изолирующих механизмов у грибов является причиной того, что случаи аллопатрического видообразования у этих организмов связаны в основном с изменениями ценоценотической среды, конфигурации их ценоареала. Циркумполярная бореальная микобиота, несмотря на определенную меридиональную дифференциацию, является наиболее гомогенным образованием (ср. Ginns, Lefebvre, 1993; Hansen, Knudsen, 1997). Североамериканский, дальневосточный и европейский останцы древней широколиственнолесной микобиоты уже достаточно различимы. Аридные микобиоты Древнего Средиземноморья и Восточной Азии вполне самобытны; здесь обнаруживаются очаги рецентного видообразования и перековки тропических и темпоральных видов, например, родов *Ganoderma*, *Phellinus*... (см. Larsen, Cobb-Pouille, 1990; Zhao, Zhang, 2000). Тропические микобиоты более или менее гомогенны только в пределах пересекаемых тропической растительностью континентальных массивов и их фрагментов; некоторые связующие видовые комплексы, вероятно, являются реликтовыми (например, видовые комплексы [гипотетической] Лемурийской дизъюнкции — Шварцман, 1968).

Достаточно развитой ступенью аллопатрического видообразования является меридиональная дифференциация подвидов тропического трутовика *Phellinus linteus* в пределах широкой полосы его темпоральной иррадиации:

ssp. <i>everhartii</i> (Североамериканский сектор) поры: 5–6 на 1 мм Споры: 4–5(6) × 3–4 мкм	ssp. <i>baumii</i> Восточноазиатский сектор) 9–11 на 1 мм 3–4.5 × 2.8–3.5 мкм	ssp. <i>lonicerinus</i> (Центральноазиатский сектор) 3–5 на 1 мм 3.5–5(5.5) × 3–3.5 мкм
---	--	--

Последний из упомянутых подвидов (ssp. *lonicerinus*) распространяется по лесостепи на север, доходя до Бузулукского Бора и Жигулей, где образует морфологически обособленную субпопуляцию, характеризующуюся сочетанием признаков ssp. *lonicerinus*, ssp. *baumii* и *Phellinus conchatus* (Малышева, 2001; Malysheva, Zmitrovich, 2003). Вероятно, эту субпопуляцию также следует рассматривать в качестве самостоятельного подвида.

Аллопатрическое видообразование характерно в основном для специализированных таксонов грибов, обладающих узкой трофической амплитудой и ценоспектром. Географическая (ценогеографическая, конкурентная) изоляция в данном случае предшествует биологической, хотя макропопуляции могут дивергировать достаточно быстро.

Ареалы многих грибов простираются через всю Голарктику; немало видов характеризуется и циркумглобальным распространением. В таких условиях основным путем видообразования становится симпатрический — экологическая специализация популяций внутри единого территориального контура с возникновением между ними барьеров биологической изоляции. В работах редуccionистского направления биологическая изоляция обычно отождествляется с изоляцией генетической — *интерстерильностью представителей различных популяций*. Сторонникам такого подхода схема видообразования представляется достаточно простой: возникновение внутри морфологического вида интерстерильных групп (подвидов или «биологических видов») → морфологическая дивергенция, видообразование. Однако, как замечал С. С. Шварц (1980), «...если морфофизиологической дивергенции предшествует генетическая изоляция (результат «хромосомной эволюции»), то процесс видообразования предстает как процесс случайный», если же «...генетическая изоляция вида — результат морфофизиологического преобразования предковой популяции исходного вида, то процесс видообразования рассматривается как строго детерминированный, как результат прогрессирующего приспособления к своеобразным условиям среды». Сумма знаний о живой природе, справедливо считает Шварц, свидетельствует в пользу второго постулата, поскольку «...эволюция — приспособительный процесс».

Среди грибов существует бесчисленное множество примеров, когда критерий скрещиваемости оказывается как нечувствительным в плане маркировки видовой дивергенции (Petersen, Ridley, 1996, и др.), так и нестабильным внутри «хороших», морфофизио-

логически монолитных видов (Hallenberg, 1998, и др.). Возможные причины этого будут обсуждены далее, здесь же необходимо подчеркнуть, что помимо собственно генетической, возникающей в большинстве случаев¹¹ уже на терминальных этапах видообразования, биологическая изоляция предполагает также изоляцию экологическую (*ситуация, в которой свободное скрещивание между индивидами нарушается в результате снижения вероятности встреч партнеров, принадлежащих разным субпопуляциям* — т. е. при формировании экотипических популяций) и изоляцию морфофизиологическую (*ситуация, в которой меняется не вероятность встречи партнеров, а вероятность и эффективность оплодотворения* — например, случаи видообразования, связанные с переходом базидиомицетов к гомоталлизму или гаплофазному жизненному циклу).

Кроме того, обособление ряда видов, например, в родах *Typhula*, *Agaricus* (и нек. др.) связано со становлением партеногенетического (псевдогомоталлического) жизненного цикла (Berthier, 1973; Дьяков, 1999).

Таким образом, наиболее характерным для грибов является симпатрическое видообразование в варианте, названном Я. И. Старобогатовым (1985) аллотопным видообразованием: популяции заселяют различные биотопы, характеризующиеся специфическими направлениями отбора с образованием субпопуляций, различия между которыми в какой-то степени нивелируются потоком генов; однако в конце концов повышение приспособленности субпопуляций ведет к элиминации менее приспособленных гибридных организмов и тем самым к возникающей репродуктивной изоляции.

3) Дифференциация ниш. С образованием в недрах дифференцированного на экотипы эвритопного вида подвидов, а затем и видов, когда появляются барьеры для свободного скрещивания, процесс расширения экологической амплитуды может повториться хотя бы у части дочерних видов. Расширение экологической амплитуды вида и параллельно протекающая экологическая специализация, являющаяся движущей силой видообразования, число видов постоянно растет:

¹¹ Лишь в случае геномных мутаций, в частности, при полиплоидизации, изоляция возникает мгновенно.

«В процессе видообразования не только заполнились все существующие местообитания, но этот процесс повторяется неоднократно в разных таксонах, хотя и с разным успехом. В результате каждое местообитание заполняется большим числом видов. В разных таксонах этот процесс идет независимо, реализуются разные пути адаптаций, в связи с чем экологические амплитуды не копируются, что и находит в принципе экологической специфичности видов...» (Василевич, 1979).

«...Ниши перекрываются в том случае, когда виды находят все необходимые для себя ресурсы и условия существования в одних и тех же, по крайней мере отчасти, элементарных местах. Но для каждого вида важно не просто наличие ресурса, а достаточное его количество. Если ресурс в избытке, то разные организмы могут занимать одни и те же или перекрывающиеся элементарные места, не вступая в конкуренцию за этот ресурс и не вытесняя друг друга» (Василевич, 1983).

Экологическая ниша — понятие конкретное, для реконструкции которого требуется многосторонний анализ действующих факторов с кропотливым количественным учетом их интенсивности.

Факторы рекомбинации, половой дифференциации и генетической изоляции у высших грибов. Для эвкариотического генома, с его чередованием уникальных и повторяющихся последовательностей, свойственна рекомбинация, основанная на гомологии повторяющихся участков. Этот механизм обеспечивает его мутационную устойчивость. Феномен половой дифференциации связан с наличием у эвкариот внеядерной ДНК, т. е. дополнительного — митохондриального — генома. У мицелиальных высших грибов ее количество составляет 1–2% от всей ДНК клетки, тогда как у дрожжей ее содержание может составлять до 20% клеточной ДНК. Митохондриальный геном представляет дискретную часть генома клетки, кодирующую консервативный набор митохондриальных пептидов и рРНК. Особо следует подчеркнуть, что функционирование мтДНК, т. е. *экспрессия митохондриальных генов находится под строгим ядерным контролем* — достаточно сказать, что ядерные гены кодируют большинство белковых компонентов дыхательной системы митохондрий. Облигатная зависимость митохондрий от ядерного генома выражается в феномене *внутриклеточного отбора митохондрий*, получившего экспериментальное подтверждение (Putrament et al., 1976). Клетка как бы стремится элиминировать избыточную, насыщенную «чужими» мутациями мтДНК. Связано это, в первую очередь, с различными «эволюционными тактиками» ядерного и митохондриального геномов. Компактный митохондриальный геном, состоящий в основе из уникальных последовательностей, с одной стороны более мутабилен и открыт для адаптивных перестроек, с другой стороны — более чувствителен к летальным мутациям, нежели стабилизирован-

ный множественными повторами ядерный геном, так что в рекомбинации ДНК нуждается именно ядерный геном, в то время как столь же масштабная и сравнимая по скорости рекомбинация митохондриальной ДНК вела бы лишь к «зашумлению» генома.

Внутриклеточный отбор митохондрий был назван Л. Маргелис (1983) отбором против избыточности мтДНК, который является одновременно, по словам того же автора, *отбором в пользу анизогамии*, когда набор цитоплазматических органелл передается преимущественно по линии крупных, «стационарных» — материнских — гамет.

Вместе с тем, *отбор в пользу анизогамии есть отбор в пользу половой дифференциации*:

«Половой диморфизм возник во многих линиях эволюции: у вольвоксовых и конъюгат среди зеленых водорослей, у сосущих инфузорий, хитрид, оомицетов. Во всех случаях женская гамета содержит геном органелл, запас пищи и прочий цитоплазматический багаж, в то время как мужская отбрасывает столько цитоплазматического материала, сколько возможно без ущерба для функции оплодотворения. Во многих случаях пол-донор и пол-реципиент не прямо гомологичны, а лишь аналогичны, т. е. их дифференциация явилась результатом одних и тех же факторов отбора — таковы пыльцевая трубка и зародышевый мешок покрытосеменных; подвижные спермии и содержащие запасы пищи яйца насекомых; ядра антеридия, проникающие в трихогину и затем в основания аскогония у грибов-аскомицетов; антеридий, трубка оплодотворения и ооспора пероноспоровых водных плесеней (оомицеты); яйцеклетка, освобождающаяся из яичника и встречающаяся с подвижным спермием в матке, у млекопитающих» (Маргелис, 1983).

Однако, среди грибов половой диморфизм (в классическом варианте) характерен лишь для некоторых *Chytridiomycota*. Следует отметить, что две главные эволюционные тенденции грибов — переход к вневодному существованию и развитие многоклеточности — отнюдь не совпадают с эволюционной тенденцией к стабилизации анизогамии и полового диморфизма. Во-первых, у многоклеточных растительных организмов с дифференцированными женскими концептакулами производство жгутиконосных (мужских) гамет становится невыгодным, поскольку эффективность оплодотворения падает. Эффективность сперматизации в условиях суши еще более низкая. Именно это является причиной перехода многих многоклеточных водорослей и грибов от мультипликации гамет к мультипликации зигот или протозигот (тетраспорофиты багрянок, аскогенные гифы аскомицетов, дикарионитический мицелий базидиальных грибов — см. Перестенко, 1985; Zmitrovich, 2003). Среди высших грибов дифференцированные оогонии (= аскогоны) и анте-

ридии (= сперматангии, микроконидиеносцы) сохраняются в некоторых архаических группах аскомицетов, в то время как многие аскомицеты переходят к хологамии, сопровождающейся дедифференциацией половых структур. У большинства базидиомицетов половые структуры полностью дедифференцированы, сохраняясь лишь в группе *Uredinales* как проэции и сперматангии. Однако соматогамия базидиомицетов также сопровождается сохранением митохондрий только по линии «клеток-реципиентов» (Casselton, Ecomou, 1985; Hintz et al., 1988; May, Taylor, 1988; Ainsworth et al., 1990). То есть, несмотря на утрату половых различий, высшие грибы сохраняют систему несовместимости, препятствующую как инбридингу, так и избыточности мтДНК.

Параллельно выработке специфических механизмов подавления избыточности мт-ДНК в виде многофакторного определения типов спаривания, у высших грибов на протяжении всей (циклической) эволюции полового процесса сохранялся парасексуальный путь рекомбинации генетического материала (вегетативная гаплоидизация с митотическим кроссинговером). Среди высших грибов существует гигантская группа — *Fungi Imperfecti*, объединяющая виды, утратившие телеоморфу и живущие в форме клональных популяций, рекомбинация ДНК которых происходит исключительно в рамках парасексуального процесса (Pontecorvo, 1953, 1956; Pontecorvo, Sermonti, 1954; Pontecorvo, Käfer, 1958); после соматогамии и кариогамии (осуществляющейся с низкой частотой) у этих организмов протекает растянутый во времени гаплоидизирующий процесс — парамейоз (Серавин, Гудков, 1999), заключающийся в постепенной потере одного набора хромосом в серии последовательных митозов. Митотическая рекомбинация у дейтеромицетов идет по механизму репарации двуцепочечных разрывов ДНК, в ходе которой брешь застраивается по образцу второй рекомбинирующей молекулы; в принципе она ведет к мозаицизму, но морфогенетически лабильная структура высших грибов оказывается совершенно устойчивой к его проявлениям. По мнению Ю. П. Кожевникова (1998), митотические мутации, создающие химерным путем новые признаки, играют в эволюции растительных организмов заметную роль, при этом «...экологически целесообразные новые признаки закрепляются генотипом и в дальнейшем дивергируют по общей схеме или создают агамные виды-агрегаты».

Таким образом, *магистральная тенденция в эволюции высших грибов — утрата половой дифференциации с сохранением*

генетических механизмов эффективной рекомбинации и подавления избыточности мтДНК. Наиболее универсальным механизмом рекомбинации ядерной ДНК высших грибов остается парасексуальный процесс, а его необходимым условием — гетерокариоз.

Ранее упоминалось, что при длительном воспроизведении экзод, в ходе становления экотипов происходит генетический сдвиг соответствующей субпопуляции за счет накопления специфического набора мутаций. Здесь следует отметить, что генетический сдвиг определяет и степень биологической изоляции популяций.

Наиболее интенсивно изучаемыми мутациями являются точковые замены нуклеотидов в том или ином локусе структурных и регуляторных генов. Однако, в эволюции грибов важную роль могут играть также хромосомные мутации (*перестройка структуры хромосом*), геномные мутации (*изменение числа наборов хромосом*) и митохондриальные мутации (вызванные повреждением мтДНК — в основном, летальные). Возможная эволюционная роль хромосомных мутаций будет оценена при более подробном рассмотрении случая сайт-специфической транспозиции у дрожжей. Геномные мутации — прежде всего полиплоидия — представляют наиболее эффективный механизм изоляции и поддержания генетической закрытости сформировавшихся филумов. По данным Х. Клеменсона (Clémentson, 2004), многие близкие виды дивергировали за счет изменения количества хромосомных наборов, например:

Gomphidius maculatus: $x = 4$;

G. roseus: $x = 6$;

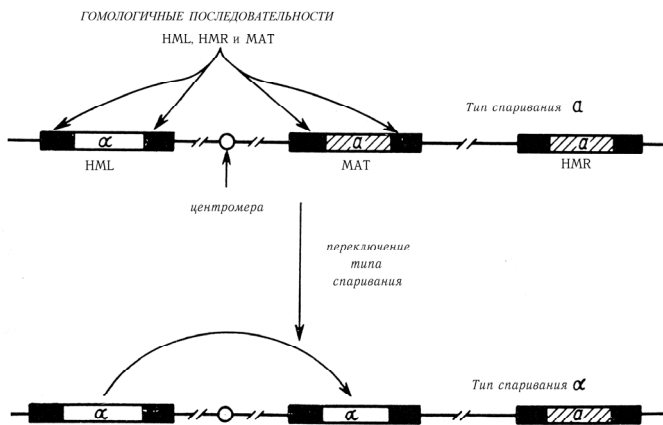
Chroogomphus rutilus ($x = 10$)

В самое последнее время предложена эпигенетическая теория наследственности, позволяющая объяснить быстрые адаптивные генетические перестройки популяции (Чураев, 2005). В рамках этой теории обосновывается существование функциональной наследственной памяти, молекулярно-генетическим воплощением которой является новый класс наследственных единиц — эпигены. Эпигены способны запоминать последовательность функциональных состояний генов в ходе онтогенеза и обеспечивать передачу кодируемой этими состояниями информации в ряду поколений. Действие эпигенов может идти по динамическому (через функционирование моногенных систем с положительной обратной связью),

транспозиционному (через управляемую сайт-специфическую транспозицию), модификационному (через изменение активности генов путем метилирования геномной ДНК и ацетилирования гистонов) и инверсионному (через изменения элементов пространственной структуры ДНК) механизмам. Полученная онтогенезом извне информация, вызывающая эпимутации, передается посредством молекулярных сигналов от соматических клеток к клеткам зародышевого пути, в результате чего может произойти 1) полное наследование соматической эпимутации, 2) наследование эпимутации в мозаичном виде и 3) менделирование эпимутации: расщепление потомства на дикий и модифицированный эпигенотипы.

У высших грибов достоверно известны случаи сайт-специфической транспозиции (илл. 4), хорошо изученной на примере дрожжей (*Saccharomyces*, *Schizosaccharomyces*) и мицелиального аскомицета *Neurospora*. Клетки разных типов спаривания (a и α) находят друг друга и образуют диплоиды a/α , претерпевающие мейоз с образованием гаплоидных аскоспор. Однако, в отсутствие противоположного типа спаривания, гамонты a -типа способны превращаться в гамонты α -типа, и наоборот. Это связано с тем, что у этих грибов имеется три копии генов, ответственных за тип спаривания. Все они расположены на одной хромосоме, причем экспрессируются гены лишь одной из них, расположенной в локусе MAT. Слева и справа от MAT-локуса на значительном расстоянии находятся молчащие копии (т. н. идиоморфы — Metzenberg, Glass, 1990): $HML\alpha$, содержащая информацию, необходимую для того, чтобы гамонт был α -типа спаривания и $HMRa$, с информацией, определяющей a -тип спаривания. Последовательность ДНК в MAT-локусе идентична либо левой (MAT α -гамонты), либо правой (MAT a -гамонты) молчащей копии. У грибов, способных к переключению, с очень высокой частотой происходит замена информации, содержащейся в MAT-локусе, на информацию одной из молчащих копий генов типа спаривания. Замена эта происходит путем генной конверсии по механизму репарации двуцепочечного разрыва ДНК. Процесс инициирует специальная сайт-специфическая эндонуклеаза, которая вносит разрыв в определенную последовательность ДНК MAT-локуса. Репарация разрыва в гаплоидных клетках происходит лишь рекомбинационным путем, с использованием в качестве эталона HMR или HML -копий генов типа спаривания. В одном случае переключения не произойдет, поскольку последовательности ДНК в MAT-локусе и в одной из молчащих копий идентичны, а в другом случае произойдет сле-

дующее: эндонуклеазы расширяют разрыв до тех пор, пока концы образовавшейся брешы не окажутся гомологичными соответствующим участкам молчащей копии генов, определяющих противоположный тип спаривания. Затем ДНК этих генов используется в качестве матрицы для застройки брешы (Хесин, 1984).



Илл. 4. Транспозиция MAT-HMR локусов в третьей хромосоме дрожжей (по: Агол и др., 1990).

Распространение эпимутации от вегетативных клеток к клеткам зародышевого пути — постулат, делающий эпигенетическую теорию наследственности особенно уязвимой в приложении к эмбриофитам и высшим животным — в условиях модульной структуры грибов — легко может достигнуть генеративной сферы, если сигнал появился на ранних стадиях онтогенеза. Что касается сайт-специфической транспозиции, то ее значение для грибной популяции важно даже в свете классических представлений, поскольку переключение типа спаривания влияет на статистические эффекты дрейфа генов, что при неизбежной элиминации ведет к изменению в популяции соотношения частот различных генотипов.

Принято считать, что «возникновение новой мутации есть смена нормы реакции» (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). На наш взгляд, учитывая все вышеизложенные факты, это утверждение

допускает конкретизацию, а именно: *возникновение новой мутации (мутаций) закрепляет новую моду спектра полиморфизма, соответствующую изменившимся условиям и конкретному вектору отбора.*

Закон Ципфа. Эволюция видов характеризуется двумя противоречивыми тенденциями — 1) расширением ареала и 2) реализуемой в ходе географической экспансии экологической специализацией (Василевич, 1979). В истории видов эти тенденции, очевидно, реализуются последовательно: в ходе масштабных биосферных изменений возникают новые адаптивные типы, занимающие вновь открывающиеся адаптивные зоны (арогенез), которые в ходе более глубокого дифференциального освоения новых экологических ниш дают идиоадаптивную таксономическую радиацию. При этом в ходе арогенезов на первый план выходят быстрые и резкие генетические изменения (Wright, 1931):

«Происхождение как видов, так и таксонов более высоких категорий чаще всего бывает связано с быстрыми резкими изменениями в системах полуизолированных малых популяций» (Тахтаджян, 1983).

А. Л. Тахтаджян (1983) связывает резкие изменения организмов («макрогенезы») с мутациями регуляторных генов и очерчивает ряд возможных путей сальтационного видообразования за счет возникновения различных типов онтогенетических гетерохроний — дифференциального роста (аллометрии), сростания гомологичных органов (агрегации), изменений примордиальных стадий (архаллакисов). Сюда можно отнести также случаи аноциклического видообразования (Старобогатов, 1985) — разрыва закономерного жизненного цикла, — среди высших грибов широко представленного в группе ржавчинников (порядок *Uredinales*). Конкретное понимание действия макромутаций на организм высших грибов возможно только в ходе изучения механизмов интеграции грибного таллома.

Закрепление макромутантов, по мнению Тахтаджяна, возможно в ситуации, когда «...конкуренция с нормальными видами отсутствует или сведена к минимуму». Таким образом, градуальная эволюция превалирует в стабильных условиях, в то время как всплески формообразования сальтационного характера приурочены к эпохам смены глобальных экологических режимов, когда открываются новые меганиши. При этом сальтации носят масштабный характер — их возникновение в новых условиях глубоко зако-

номерно; макромутанты — не «отщепенцы» и не «многообещающие уроды», а массовый результат сдвига условий за пределы нормы, ведущий к появлению разнонаправленных аберраций. Эволюцию в таком контексте следует понимать как последовательность актов репарации онтогенеза в новых условиях, а естественный отбор — как механизм поиска системой нового равновесия через стабилизацию одного из реализуемых уклонений (Рэфф, Кофмен, 1986; Шишкин, 2003).

В плане таксонообразования, необходимо вспомнить высказывания Уиллиса (Willis, 1922) о крупных мутационных скачках, ведущих к становлению организмов, совмещающих первоначально признаки видов и одновременно более высоких таксономических категорий, что собственно наполняется содержанием в ходе дальнейшего отпочкования от этих крупных родоначальников новых видов в результате частной специализации на основе менее крупных мутаций. Как бы в подтверждение этого положения Шварц (1980) пишет:

«Завоевание принципиально новой экологической ниши приводит к всплеску адаптивной радиации. Это заставляет нас считать, что микроэволюция может быть адекватно отражена не в виде филогенетического дерева, а в виде филогенетического куста. Период адаптивной дивергенции вида с новыми родовыми свойствами должен быть неизмеримо малым по сравнению с периодом самостоятельного существования и эволюции вида в пределах рода; период интенсивного видообразования в пределах рода неизмеримо меньше времени существования видов данного рода...».

Возможности, если не всеобщему характеру, очерченного выше «арогенно-идеоадаптивного цикла» таксонообразования вполне отвечает эмпирическое обобщение таксономистов, известное как закон Ципфа (точнее как таксономический вариант этой широко известной закономерности): *чем больше внутренний полиморфизм таксона, тем больше у него сестринских специализированных (не богатых внутренним разнообразием) таксонов того же ранга.*

В качестве примера приведем материалы по дифференциации экотипов в бореальном конгломерате рода *Antrodiella* (Miettinen et al., 2005). Она имеет явную связь с инсоляционным режимом местообитаний, опосредованную особенностями формы роста базидиом в различных условиях. На форму роста в каждом конкретном случае наслаивается индивидуальный стилomorphicный признаковый радикал. Полиморфный вид *Antrodiella faginea* демонстрирует весь спектр варибельности формы базидиом — от

пряморастущей воронковидной до распростертой орбикулярной в условиях затенения. На примере остальных видов данная закономерность просматривается столь же четко — лишь в гигромезофильных условиях наблюдаются тектоморфологически альтернативные источники стиломорфогенеза (гигромезофильные широколиственные парцеллы — простратная орбикулярная ростовая основа, гигрофильные мелколиственные парцеллы — полупростратная ростовая основа). Радиация *A. faginea* (этот вид наиболее близок к «протоэкотипу» всего веера форм) также скоррелирована с отдельными областями гигроспектра. Ближайшим экологическим аналогом *A. faginea* в ксеромезофильных условиях субори является *A. fragrans* (параллельный экотип — *A. faginea* var. *laciniata*), в мезофильных подтаежных условиях — *A. leucoxantha* (параллельный экотип — *A. faginea* var. *crassa*). Второй веер форм (резупинатные, простратные *A. romellii*, *A. ichnusana*, *A. wynnuae*) смещен в гигрофильную часть спектра и сопрягается на своем гигромезофильном полюсе с резупинатной формой *A. faginea* (var. *typica*). Более узкие пределы полиморфизма экологически-специализированных микровидов в сравнении с близким к «протоэкотипу» комплекса *A. faginea* вполне отвечают закону Ципфа. В данном случае очевидно, что предковый вид конгломерата путем экологической специализации своих крайних вариантов отпочковал несколько микровидов, не успевших развить внутренних полиморфизм. Оставшееся менее экологически специализированное ядро (*A. faginea*) сохраняет «реликтовую» экотипическую дифференциацию.

Распространение и флорогенез. Несмотря на развитый во многих таксонах внутренний полиморфизм и наличие конгломератов нечетко отграниченных форм, грибы в большинстве своем представлены третичными и дотретичными реликтами. Как было показано в предыдущем разделе, полиморфизм широкораспространенных видов во многих случаях является реликтовым, поддерживаемым ситуацией, в которой «для вида может быть выгодным, когда при колебаниях условий преимущество бывает на стороне то одного экоэлемента, то другого, но *вид* как таковой все время обеспечивает свое существование» (Синская, 1948).

Отсутствие гиатусов по ряду признаков объясняется во многих случаях жесткой конвергенцией близких, и даже весьма удаленных, видовых систем, существованием в их структуре параллельных экотипов, сходящихся в единый адаптивный ортостих, но вполне явно обнаруживающих свой видовой аффинитет по комплексу иных признаков (например, уже упоминавшиеся

сходства *Phellinus linteus* и *P. conchatus*). И, не отрицая разновозрастности видов (изучение которой еще впереди), а также наличия некоторых явно молодых (поздне- — послеледниковых) видов и даже видов, на деле окончательно не дивергировавших (например, конгломераты *Trametes ochracea* /*T. versicolor*, *Cantharellus cibarius*, *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius*, *Ganoderma lucidum*, *Clavicornia pyxidata*, *Lentinellus cochleatus*, *Collybia dryophila*, «вид-род» *Scutellinia scutellata*, и др.), нельзя забывать принципиального положения С. С. Шварца о скоростном характере видовой радиации и длительном периоде дальнейшего стабильного существования видов. Мы связываем последний крупный всплеск видовой радиации у высших грибов с последствиями позднеледниковой «глобальной экологической революции», связанной с расселением и биоморфологической диверсификацией покрытосеменных. В терциере, когда строй сообществ уже приблизился к современному, а основные экологические ниши были освоены, следует предполагать, стабилизировалось и видовое (биоморфологическое) разнообразие грибов.

Е. А. Жуков (1997) также пишет о генетическом консерватизме грибов. Прямых доказательств этому утверждению, вероятно, нет. Однако, анализ ареалов и формационной приуроченности многих видов, также как высокая мутационная насыщенность их рДНК, свидетельствуют в пользу этого предположения.

Ganoderma tsugae занимает область распространения рода *Tsuga*, включающий умеренные области Североамериканского континента и Восточной Азии вплоть до Гималаев (Murrill, 1902, 1908; Imazeki, 1939; Sawada, 1942; Teng, 1963; Zhao, Zhang, 2000), при этом вид морфологически монолитен в пределах достаточно давно фрагментированного ценоареала. Этот вид, проявляющий высокую степень специализации, отобран нами лишь в качестве примера, призванного показать, что циркумглобальные ареалы широкоспециализированных видов должны носить также реликтовый характер, поскольку освоение видами широкого спектра сообществ возможно только в периоды глобальных перестроек и нестабильности последних, т. е. в периоды освоения вновь образовавшимися видами новых адаптивных зон. Примеры реликтового характера многих видов кортициодных грибов дает Халленберг (Hallenberg, 1991).

Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998) свидетельствует о трудностях в построении общего филогенетического дерева эукариот, связанных с «непропорционально длинными» (т. е. мутационно-насыщенными) ветвями грибов (под «ветвями» понимаются последовательности 18S рДНК конкретных видов). Безусловно, «молекуляр-

ное время», определяемое онтогенетически детерминированной частотой рекомбинационных событий, у грибов, в сравнении, например, с высшими животными, течет быстрее, но, тем не менее, оно вполне сравнимо с таковым у зеленых растений, дающих, однако, более короткие ветви, нежели грибные.

Важным для данного сообщения следствием из вышеизложенного является *ценогенетический консерватизм грибов*, преобладание в их современной ценогенетической и географической истории ценогенетического компонента над филоценогенетическим. Выражением этого является существование у грибов вполне определенных (статистически достоверных) ценоспектровых и субстратных предпочтений.

Будучи встроенными в консорции мощных ценозоообразователей, грибы являются частью их ценогенетических свит. «Верность» каждого конкретного вида ценогенетической свите определяется его трофической амплитудой. Узкоспециализированные виды ограничены в распространении ареалом ценозоообразователя, причем обычно иррадируют с ним за пределы оптимум-ареала. Виды с широкой трофической амплитудой могут быть охарактеризованы определенным ценоциклом — чрезвычайно широким (виды-полихоры), либо ограниченным определенными растительными формациями. Ценоспектровые комплексы отражают особенности распространения видов в пределах природно-климатических зон. Видовые комплексы грибов третьего уровня — ни что иное как ценогеографические элементы микобиоты — группы видов, имеющих ценооптимум в определенной растительной зоне, хотя и способных иррадиировать в составе свит и интразональных растительных группировок. Все три уровня дифференциации микофлоры представляют главную ценность для исторической географии, поскольку становится возможной увязка расселения грибов с историей растительности и ландшафтов; выделение координатных географических элементов здесь мало чем поможет, не говоря уже о том, что для большинства видов грибов данные о глобальном распространении скудны, а главное, неравномерны.

Неограниченные возможности расселения грибов с одной стороны и их строгая субстратная и ценоспектровая приуроченность с другой являются основной специфической особенностью распространения этих организмов. «Видовое информационное поле» в виде вездесущих пропагул распространяется намного быстрее и шире, нежели ценогруппировки, в которые соответствующий вид гриба оказывается включенным. В период угасания дивидогенетических процессов и стабилизации вида, его выход за пределы своей ценогруппировки

чаще всего оказываются проблематичным вследствие ригидности чуждой ценотической среды — с ее иными исторически-сложившимися системами связей и насыщенностью экологических ниш.

В случае фрагментации ценопопуляций грибов вездесущий характер грибных пропагул определяет *синхронность* соответствующих трансформаций микофлоры, сопряжение процессов, происходящих на уровне локальных и региональных экотипов. В обратном случае — при распространении, миграции единой центрированной, грибные пропагулы как бы «предваряют» ее экспансию, формируя за ее пределами «первичный генетический фонд», способствующий довольно точному воспроизведению структурных особенностей группировок в случае прихода, становления и развития последних. Точность эта связана с *сильным* характером связи грибов с эдификаторами ценогруппировки (трофическая связь) и «цементированием» этих сильных связей сетью более слабых связей с ценотической средой (инсоляцией, влажностью биотопа, и т. п.).

Микофлорогенез связан с судьбой конкретных ценогенетических свит — их миграцией, наложением, историческими трансформациями. Грибные группировки оказываются намного более консервативными, нежели фитоценотические построения антропогена. Такие понятия как «таежные грибы», или «луговые грибы», не представляют исторического и ценогенетического единства. Первая группа объединяет представителей реликтового горнотаежного, более молодых бетулетального и борового комплексов, а также ряд комплексов, вошедших в таежную флору из интразональных ценогруппировок. Вторая группа включает представителей бореального и неморального комплексов лесных опушечно-полянных видов, интразонально-зональных пойменных комплексов, боровые комплексы, сменяющиеся в лесостепи комплексами, связанными с аридными микофлорами. Комплексность растительного покрова усложняет и «адаптивное» толкование экоморф, поскольку в ходе ценогенеза происходит инкубация генетических свит. В качестве примера можно привести сфагново-травяные мозаики, вторично перекрытые еловой фитосредой и связанные с различными их элементами виды сыроежек определенной окраски; при этом каждый вид формировался в определенных условиях инсоляции. Исторический, генетический момент является в анализе микобиоты определяющим, хотя до сих пор его методика наименее разработана (см. Змитрович и др., 2003, 2005).

Видообразование и морфогенез: две стороны одного процесса. Известный российский флорист М. Г. Попов отмечал, что работа так-

сономиста лишена смысла, если не направлена на решение вопросов истории формо- и видообразования в конкретных геоисторических условиях, на вскрытие взаимосвязи ценогенеза, экоморфогенеза, флорогенеза. В труде, посвященном выявлению основных черт истории развития флоры Средней Азии, он писал:

«Никакая эволюционная теория (как для всего растительного мира, так и для любой его части, до рода и вида) не стоит многого, если она обходит без внимания экологическую сторону вопроса» (Попов, 1927).

Формирование флор и формообразование растительных организмов Попов призывал рассматривать в увязке как между собой, так и с историческими изменениями ландшафтов. Выделение экоморф (стиломорф), являющихся по сути экологическими элементами флоры (биоты), следует рассматривать как один из ключевых моментов работы флорогенетика, поскольку оно непосредственно подводит его к пониманию путей формообразования организмов в конкретных экологических и исторических условиях. Исходя из понимания экоморфы как адаптивного аспекта таксона (Северцов, 1937; Голубев, 1981; Змитрович и др., 2005), экотипическую популяцию можно представить как вырожденный предел иерархии жизненных форм.

В таком разрезе дивергенция таксонов может быть представлена как адаптогенетическая дифференциация стиломорф. Арогенная, таксонообразовательная конвергенция ведет к «снятию» различий между дифференцировавшимися стиломорфами в рамках вновь формирующегося плана строения — тектоморфы, нового экоморфологического единства. С другой стороны, адаптивная радиация организмов, обладающих единым планом строения, ведет к повторению стиломорфогенезов на новом уровне.

Если посмотреть на результаты экоморфогенеза глазами таксономиста, окажется, что каждому таксону крупного ранга будет соответствовать «веер экоморф» (характеризующих отдельные таксоны подчиненного ранга), во многом параллельный «вееру экоморф» соседнего таксона того же ранга, хотя и не повторяющий его в точности. Связано это с адаптивной радиацией таксонов — с дивергенцией, осуществляющейся внутри определенных планов строения и в то же время с известной неравноценностью планов строения как арогенно-конвергентных единиц. Утверждение о том, что «одна экоморфа может соответствовать нескольким таксонам» (и наоборот), конечно, верно, но из вышеизложенного становится ясным, что оно не может быть аргументом против утверждения о том, что любой таксон в од-

ном из аспектов является экоморфой. Все дело в том, что перечисляя *экоморфы*, на которые дифференцирован *таксон*, или *таксоны*, которыми представлена *экоморфа*, исследователи попросту смешивают языки, забывая, что более корректным было бы рассмотрение дифференциации *таксона* на соподчиненные *таксоны* (конечно же, характеризующиеся определенными экоморфами, более того, главным образом на экоморфологической основе и дифференцирующиеся), а его *морфотипа* (как экоморфологического единства) — на соподчиненные *морфотипы* или их серии.

Дифференциация таксонов как совокупностей экоморф (экоморфогенез) идет на «веерной» основе — путем избирательного расширения, изреживания или дизрупции экоморфных «вееров». В этом смысле монофилия таксонов не должна пониматься узко: любой таксон представляет конвергентный поток, при освоении новой ниши (адаптивной зоны) системно оформляющийся в новое экоморфологическое единство — нередко путем конвергентной ломки, «перековки» внутреннего полиморфизма. При ближайшем рассмотрении любой таксон — система, экоморфологический ансамбль, сохраняющий способность к дальнейшей экологической диверсификации и эволюции, радикал или даже как правило собрание морфогенетических радикалов.

Описываемые процессы видообразования и формообразования у грибов носят преимущественно аллотопный характер с преобладающим влиянием экологических изолирующих механизмов. В ключевые периоды таксонообразования, при резких изменениях среды и открытии новых адаптивных зон, в популяциях грибов распространение получают макромутации, знаменующие массовый результат сдвига условий за пределы нормы. Генетическая и экологическая стабилизация макромутаций, появление новых полиморфных таксонов ведет к последующей идиоадаптивной радиации.

Общие принципы морфологии грибов

О грибном морфотипе вообще. Малоизвестными морфологам, но, на наш взгляд, заслуживающими нового прочтения, являются очерки Гегеля по осмыслению растительных, животных и неорганических форм.

«Растение — писал Гегель¹², — находится уже на более высокой ступени, чем кристалл. Оно доходит в своем развитии до зачатков расчленения; в непрерывном и деятельном питании оно поглощает материальное. Но хотя растение органически расчленено, оно не обладает одушевленной жизнью в настоящем смысле, так как его деятельность всегда направлена вовне, на ассимиляцию внешнего материала. Оно прочно укоренено в почве, лишено самостоятельного движения и неспособно менять свое место, оно постоянно растет, и его непрерывная ассимиляция и питание представляют собой не спокойное сохранение завершенного внутри себя организма, а постоянное расширение, направленное во внешнюю среду. Животное, правда, тоже растет, но оно останавливается на определенном размере, и процесс его дальнейшего самовоспроизведения представляет собой самосохранение одного и того же индивида. Растение же растет беспрестанно, лишь с его смертью перестают умножаться его ветви, листья и т. д. ...При этом постоянном размножении самого себя и порождении многих растительных индивидов растению недостает одушевленной субъективности и ее идеального, духовного единства ощущения. Хотя растение и поглощает пищу и деятельно ассимилирует ее в себе, ...оно по характеру всего своего существования и жизненного процесса лишено субъективной самостоятельности и единства и остается чем-то внешним. Его самосохранение непрерывно отчуждается вовне, и благодаря этому постоянному выходу за свои пределы во внешнюю среду правильность и симметрия становятся главным моментом структуры растения в качестве единства во внешнем по отношению к самому себе материале.

Хотя правильность и не господствует здесь так строго, как в царстве минералов, и не проявляется больше в форме столь абстрактных линий и углов, она все же остается преобладающей. Ствол большей частью поднимается прямолинейно, кольца высших растений круглы, листья приближаются к кристаллическим формам, и цветки по числу их лепестков, положению, форме носят печать правильной и симметричной определенности. Наконец, существенным отличием животного организма является двойственный способ формирования членов. Ибо в животном теле, главным образом на высших его ступенях, организм предстает, с одной стороны, как внутренний, замкнутый в себе и соотносящийся с собою организм, *который, подобно шару, как бы возвращается в себя* (курсив наш — авт.), а с другой стороны, как внешний организм, как внешний процесс и как процесс, направленный на внешнее».

¹² Цит по: Г. В. Ф. Гегель. Лекции по эстетике (1990).

Облекая рассуждения Гегеля в современную биолого-морфологическую терминологию, главным отличием растительных организмов от [многоклеточных] животных следует признать открытую систему роста¹³ с нецентрализованной регуляцией формообразования и многоуровневой метамерией, сочетающейся с неподвижностью в вегетативном состоянии. В этом отношении отнесение грибов к миру растительных организмов сомнения не вызывает. На клеточном уровне грибы могут быть охарактеризованы осмогетеротрофным питанием и апикальным ростом, что также не может считаться их специфической чертой, поскольку такие же особенности характерны и для ряда гетеротрофных растений. Обобщая многочисленные попытки дефиниции группы, можно сказать, что *грибы представляют процветающую ныне группу гетеротрофных растительных организмов, ключевая роль которых в биосферных процессах определяется осмотическим способом питания, характеризующимся уникальной ферментативной активностью мицелиального вегетативного тела, и высокой энергией размножения, реализуемой путем продукции огромного числа мелких (менее 100 мкм вел.) пропегативных структур — гаплоидных и диплоидных спор, планогамет или зигот* (Змитрович и др., 2003).

Экоморфологически грибы идентичны потерявшим хлорофилл водорослям (впечатляющие примеры и иллюстрации этому можно найти в работах Кольмейеров — J. Kohlmeyer, E. Kohlmeyer, 1979), а во многих аспектах сравнимы также с бесхлорофильными цветковыми растениями (Atsatt, 1988), будучи неподвижными осмогетеротрофами с открытой системой роста и пассивно распространяемыми пропегулами. Характер распространения, например, паразитических красных водорослей (*Rhodophyta, Florideophyceae*) в морских экосистемах ничем не отличается от такового спатулоспоровых грибов (*Laboulbeniomycetes, Spathulosporales*), да и в наземных сообществах паразитические цветковые растения ведут себя как грибы (Бейлин, 1986).

Существенным свойством, объединяющим грибной и растительный морфотипы, является наличие твердой клеточной стенки, определяющей как способ питания (осмотрофия), так и характер

¹³ Открытый рост растительных организмов мы противопоставляем *замкнутому* росту гастрелированных *Metazoa*. Открытый рост, в свою очередь, может быть подразделен на ограниченный (некоторые специализированные эпифиты, характеризующиеся одноосевой кладомной структурой — *Laboulbeniomycetes, Trichomycetes, Florideophyceae*) и неограниченный (большинство растительных организмов).

Это — полифилетическая группировка, границы которой, как видно из вышеизложенного, весьма неопределенны.

Уже к концу 1980-х гг. стало очевидным, что системы органического мира, рассматривающие грибы в качестве отдельного царства эвкариот (наряду с растениями и животными — Тахтаджян, 1973) или еще и протистами (Whittaker, 1969; Маргелис, 1983) — устарели (см. Шафранова, 1990). В новейших системах органического мира уже ничего не осталось от абстрактных «растений», «грибов» или «протистов» Уиттекера, при этом разные группы грибов оказались принадлежащими различным областям филогенетической радиации эвкариот (илл. 5).

В последней трети XX столетия оформилась концепция двух мегалиний эволюции грибов — *Fungi-1* (= *Uniflagellata*; *Eumycota*) и *Fungi-2* (= *Biflagellata*; *Saprolegniomycota*; *Pseudofungi*) (Sparrow, 1960; Arx, 1967; Зеров, Зерова, 1968; Edwards, 1976; Гарибова, Сидорова, 1981; Cavalier-Smith, 1983). Данные, накопленные за два последние десятилетия, лишь более оттенили глубокие различия между этими группами и способствовали изменению представлений о таксономической дистанции между ними (в сравнении с 1960 г. — в пользу ее существенного увеличения). В настоящее время все большее число исследователей склоняется к объединению «настоящих» грибов (*Fungi-1*) с животными (такая группировка получила название *Opisthokonta*), в то время как положение *Fungi-2* в царстве *Chromista* (= *Heterokonta*) каких-либо дискуссий уже не вызывает (наблюдается лишь тенденция к понижению таксономического ранга этой группы и к ее инкорпорации в систему водорослей — Карпов, 2001; Zmitrovich, 2003).

Ультраструктурные и биохимические особенности оомицетов (*Fungi-2*), например, целлюлозная клеточная стенка, редуцированный периферический фибриллярный цитоскелет, наличие сходных с лейкопластами мембранных компартментов (*K*-тел), растительный путь синтеза лизина (через диаминопимелиновую кислоту), продукция ламинаранов, нахождение в ядерном геноме ряда пластидных генов, казалось бы, должна свидетельствовать в пользу происхождения этой группы от фотосинтезирующих эвкариот. Такая трактовка хорошо объясняет наличие у грибов клеточной стенки, поскольку эволюция исконно гетеротрофных эвкариот (как это прослеживается во всех группах зоофлагеллят) идет в сторону совершенствования механизмов фаготрофии, достигаемой сохранением клеткой пластичности при усилении фибриллярной составляющей цитоскелета.

С другой стороны, *Fungi*–1 в биохимическом отношении (первичная структура рибосомальных и транспортных РНК, цитохромов, особенности биосинтеза ключевых макромолекул, состав клеточной стенки) примыкают к животным, отличаясь от последних лишь особенностями клеточной архитектоники.

Здесь возникает определенное противоречие. Постулируя исходно гетеротрофную природу *Fungi*–1 и апохлоротическое происхождение *Fungi*–2 приходится полагать, что замечательные параллелизмы в эволюции таллома у представителей обоих стволов (например, *Chytridiomycetes* — *Hyphochytriomycetes*, *Zygomycetes* — *Oomycetes*), захватывающие архитектурные особенности клетки (например, особенности организации цитоскелета) базировались на совершенно различном морфогенетическом материале, что маловероятно.

Очевидно, что снятие этого противоречия возможно *либо* при постулировании исконно гетеротрофной природы *Fungi*–2 и выведением этой группы от протеромонадного предка, *либо* постулированием автотрофного предка опистхонтов или даже всех ламелликристат.

Каждая из гипотез имеет аргументы *pro* и *contra*. Предположение о протеромонадном предке оомицетов подтверждается наличием в переходной зоне жгутика у *Proteromonadea* и жгутиконосных клеток *Oomycetes* двойной спирали — структуры, отсутствующей у всех охрофитовых водорослей (*Ochrophyta*), в том числе и у наиболее часто сравниваемых с оомицетами *Tribophyceae* (Cavalier-Smith, Chao, 1996). Данные о первичной структуре 18S рДНК (Leipe et al., 1994) также свидетельствуют в пользу раннего появления ветви оомицетов на древе *Chromista*. Поскольку *Proteromonadea* во многих отношениях сравнимы с *Anisomonadea*, *Amoebozoa* и *Choanomonadea* (с последними, вне всяких сомнений, имеют общее происхождение «настоящие» грибы), появляется возможность создания достаточно последовательной гипотезы об очень раннем обособлении обоих грибных стволов от исконно гетеротрофных *Sarcomastigota* (илл. 6).

Предположение о родстве *Choanomonadea* и *Amoebozoa*, равно как о древности этих групп, согласуется с данными Cavalier-Smith (2002b, 2009; Stechmann, Cavalier-Smith, 2002; Richards, Cavalier-Smith, 2005), показавшего, что только в этих группах эукариот гены дигидрофолат-редуктазы (DHFR) и тимидилат-синтазы (TS) остаются несплавленными, как у бактерий, в

Оомицеты (и гифохитриевые) представляют собой обесцвеченную сестринскую группу сифональных *Tribophyceae*,¹⁴ потеря функционирующих пластид которыми произошла относительно недавно и не привела к глубокой биохимической трансформации этих организмов (хотя некоторые группы, например, гифохитриевые, продвинулись в сторону гетеротрофной биохимической трансформации далее сапролегниевых).

Корни опистоконтов (включая *Fungi*–1), согласно этой гипотезе, необходимо искать в области между *Glaucophyta*–*Choanozoa* (*Unikonta*).¹⁵ На роль гипотетического прародителя опистоконтов подходят «протохоаномаонады» — окрашенные опистоконтные жгутиконосцы, ряд параллелизмов с которыми сохранился у представителей современных *Prasinophyceae* (например, *Nephroselmis*). Следует подчеркнуть однако, что речь не идет о размещении трихотомии *Choanozoa*–*Fungi*–*Animalia* «выше» дивергенции *Glaucophyta*–*Plantae*, а о постулировании существования гипотетической группы окрашенных жгутиконосцев,¹⁶ сохраняющих потенции эволюционировать как по линии «растительной» (нитчатой, гифальной), так и «животной» (с замкнутой системой роста — сначала типа *Volvox*, затем типа гетеротрофных планул) агрегации клеток. По данным молекулярной систематики, взаимоотношения между этими двумя ветвями остаются неразрешенными (Palmer et al., 2004). В то же время, этими данными подтверждается монофилия группы *Fungi*–1, хотя их разрешающая способность в ключе-

¹⁴ Представление о происхождении оомицетов от гетероконтных ризофлагеллят (*Heterochloridales* = *Chloramoebiales* — Зеров, 1972; Черепанова, 2004) не подтверждается цитологическими данными: см. Cavalier-Smith (1993).

¹⁵ Л. Н. Серавин и А. В. Гудков (2005) считают, что хоанофлагелляты не имеют непосредственного родства с многоклеточными животными, а развивались параллельно с ними от «амебофлагелляты» (от которых, с недавнего времени Кавалье-Смит стал склонен выводить всех опистоконтов, в том числе «настоящие» грибы — Cavalier-Smith, 2002 и др.). К такому выводу данные авторы пришли на основании факта взаимопревращения амебоидных и жгутиконосных клеток в тканях различных представителей *Metazoa*. Однако, более вероятно, что сами по себе «амебофлагелляты» — это града, фиксирующая ряд «метастабильных» состояний жгутиконосцев, эволюционирующих в сторону приспособления к фаготрофии. Процесс «амебодизации» (термин самого Л. Н. Серавина, 2000) жгутиконосных клеток мог происходить не только у свободноживущих форм, но и в ходе гистогении многоклеточных организмов. Таким образом, гипотеза хоаномаонадного предка опистоконтов, на наш взгляд, до сих пор выглядит наиболее убедительной.

¹⁶ Следует отметить, что еще Шадфо (Chadefaud, 1960) высказывал предположение об апопластидной природе воротничковых жгутиконосцев, размещая их в системе водорослей хромовитного цикла в рамках класса *Craspedophyceae*.

вой области «грибного» дерева — области дивергенции *Trichomycetes*, *Microsporidia*, *Chytridiomycetes* (монофилетичны ли?), *Zygomycetes* (монофилетичны ли?), *Pneumocystidomycetes* и *Glomeromycetes* — по-прежнему остается крайне низкой (Lutzoni et al., 2004; Hibbett et al., 2007).

Протозойно-хитридная гипотеза. Представления об изначально гетеротрофной природе грибов, хотя распространены наиболее широко, никогда не имели последовательно разработанного «морфогенетического сопровождения». Поэтому здесь нами будет сделана попытка отчасти восполнить этот пробел с целью как можно более четко очертить систему взглядов, противостоящую «водорослевым гипотезам» происхождения грибов, что позволило бы в дальнейшем проводить адекватные сравнения обеих альтернатив.

Fungi-1. Амебоиды со слабо развитым микрофиламентарным цитоскелетом и имеющие в жизненном цикле стадию сферических клеток известны среди *Mesomycetozoa* и *Microsporidia* — у ряда представителей снаружи клетки выделяют коллаген, эластин и даже хитин. У *Chytridiomycota*, особенно паразитов растений, протопласты уже одеваются оболочкой из хитина и β -1,6-глюкана. Многие исследователи видят прообраз филаментарной организации хитридиомицетов в формировании ризомицелия. В эндобиотических условиях прорастание клетки может быть биполярным и даже образовываться самоповторяющаяся полицентрическая структура. При этом в случае однополярного прорастания аналогия с грибными филаментами проявляется в полярности роста, но ограничивается отсутствием мультипликации клеток, в то время как в случае биполярного прорастания наблюдается мультипликация клеток («центров»), но теряется полярность.

По мнению Барр, хитридиомицеты представляют собой следы некоторого «экспериментирования» природы в плане выявления морфогенетических потенций одетых твердой оболочкой протопластов. У *Monoblepharidales* (например, *Gonapodya*) монополярное прорастание сопровождается мультипликацией сегментов, но рост при этом детерминированный, поскольку интрузионный аппарат гриба сохраняет базовый для хитридиомицетов тип (по сути — одетый оболочкой протопласт).

Чтобы превратиться в настоящий мицелий, протопласту необходимо преобразование по линии закрепления *однонаправленного* «изливания вовне» (например, при переходе из клетки в клетку хозяина), при этом выравнивание сегментов (самоповторяющихся

«центров») детерминировано филаментарным строем растения-хозяина (например, нитчатой водоросли). То есть, согласно такой гипотезе, грибной морфотип не *происходит из* водорослевого, а *имитирует его* в силу эндобиотического существования. На самом деле, как будет показано ниже (а именно при очерке «гетеротрофного варианта» морфогении *Fungi*—2), «водные плесени», паразитирующие на водорослях и растениях, имеют действительно более выраженную филаментарную структуру, нежели родственные им эндозойные и эпизойные формы.

Следующий важный вопрос — выход эндофитных грибов на сушу. Если в рамках линии *Fungi*—2 можно наблюдать весь спектр переходов от водных грибов к паразитам наземных растений и почвенным сапротрофам, проявляемый подчас одним видом (как у некоторых представителей семейства *Pythiaceae*), то среди *Fungi*—1 между водными эндобиотическими хитридиомицетами и наземными филаментарными зигомицетами существует большой морфологический пробел, частично заполняемый лишь *Glomeromycota* — филаментарными эндофитами сосудистых растений, по морфологии вегетативного тела сравнимыми с соответствующими группами оомицетов.

Происхождение *Zygomycota* в рамках таких представлений хорошо увязывается с освоением грибами наземного растительного детрита с параллельным укреплением клеточной стенки и созданием предпосылок ко вторичной сегментации мицелия.

Если первичная сегментация мицелия в постулируемом варианте грибной морфогении может интерпретироваться как остаточное явление однонаправленной мультипликации «центров», причем, в условиях стоячих водоемов (как и в условиях эндофитного развития) преимущественной морфогенетической тенденцией является развитие многоядерных (сифональных) филаментов (Gäumann, 1964; Брода, 1978), то в условиях суши развитие сифональных филаментов возможно только при освоении достаточно мягких (более или менее гомогенных и смягчающих экологическую контрастность) сред. Это действительно наблюдается у зигомицетов, причем их воздушный мицелий (в особенности генеративная сфера) демонстрируют тенденции ко вторичной сегментации с помощью развития поперечных перегородок.

Если так, то дальнейшие пути морфогении в рамках эволюции *Fungi*—1 хорошо описываются Д. К. Зеровым (1972).

Fungi—2. При постулировании изначально гетеротрофной природы грибных организмов, принадлежащих к этой линии раз-

вития, можно оттолкнуться от факта полного отсутствия среди хромальвеолят апохлоротических форм среди нитчатых водорослей — при том, что именно это царство знаменито примерами очевидно вторично потерявших пластиды (или даже только их пигментацию) организмами монадной и амeboидной организации. Более того, поскольку исконно-гетеротрофными формами здесь могут считаться только протеромонады и опалинаты, т. е. группы весьма специализированные и потому полностью лишенные возможности эволюционировать в «растительную» или «грибную» сторону (за исключением, быть может, *Blastocystis*), то на роль кандидата «гетеротрофного» предка оомицетов и гифохитриевых грибов лучше всего подходят амeboидные организмы, которые здесь все лишены пластид вторично. Гипотеза амeboидного предка, учитывая, что все известные амeboидные хромальвеоляты когда-то несли пластиды, в общем-то успешно верифицируется наличием ряда пластидных генов в ядерном геноме оомицетов, хотя при этом об «изначально гетеротрофной природе» этой группы грибов говорить можно лишь относительно. Скорее в данном случае речь должна идти о возможности эволюции грибной филаментозной формы из гетеротрофной амeboидной или плазмодиальной форм. Помимо пластидных генов ядерного генома, в зачет автотрофного амeboидного прародителя гипотетических амeboидных предков *Fungi-2* может быть истолкован «растительный» характер полисахаридов, используемых для укрепления стенки протопласта.

Что касается мультипликации «центров» в гипотетической эволюции *Fungi-2*, то, не нарушая правила экономии, приходится предположить, что и здесь она проходила по схеме фиксации «однонаправленного изливания» и контролировалась архитектурой растения-хозяина (пример с эндозойными *Hyphochytriomycetes*, так и не достигшими настоящей мицелиальной организации, должен в этом случае хорошо ложиться в заданную гипотетическую канву).

Порядок *Peronosporales* представляет предел эволюции *Fungi-2* — гетеротрофные сифональные формы, снабженные вполне ригидной оболочкой, дающей возможности освоить наземную среду в качестве деструктивных паразитов растений. Однако, в целом менее устойчивые в условиях суши, «скелетные» полисахариды клеточной стенки не позволили этим организмам развиваться по пути дифференциации воздушного мицелия.

Морфотипы грибов. Выявив таким образом круг организмов, рассматриваемых в качестве грибов и наметив возможные филогенетические источники их формообразования, необходимо теперь

провести обзор основных морфотипов грибов (ибо, как следует из вышеизложенного, *единого грибного морфотипа не существует*), характеризующих базовые морфогенетические модули в пределах этой группы организмов.

МОРФОТИПЫ ГРИБОВ (илл. 7)

1. Голоцитный (одноклеточный)

- дрожжевидный: почкующаяся [однядерная или дикарионтическая] клетка с твердой оболочкой (*Schizosaccharomycetes*, *Taphrinomycetes*, *Saccharomycetes*, *Ustomycetes*, *Septomycetes*, *Heterobasidiomycetes*);
- протопластический: эндобиотическая однадерная клетка, лишенная твердой оболочки (*Chytridiomycetes*; *Mesomycetozoa*: *Amoebidiales*; *Cercozoa*: *Aphelidea*);
- ризомицелиальный моноцентрический: однадерная клетка с твердой оболочкой и ризоморфной экстружонной поверхностью (*Chytridiomycetes*, *Oomycetes*: *Hyphochytriomycetidae*);
- (—) ризомицелиальный полицентрический: продукт интеграции/мультипликации ризомицелиальных голоцитов (*Chytridiomycetes*, *Oomycetes*: *Hyphochytriomycetidae*);

2. Ценоцитный (симпластический)

- плазмодиальный: лишенный твердой оболочки многоядерный протопласт (*Pneumocystidomycetes*, *Oomycetes*, *Chytridiomycetes*);
- нитчатый: имеющая твердую оболочку многоядерная нить (*Chytridiomycetes*, *Oomycetes*, *Zygomycetes*, *Trichomycetes*);
- гемисегментоцитный: имеющая твердую оболочку многоядерная нить, разделенная на сегменты зачаточными перегородками (*Chytridiomycetes* — *Gonapodya*, *Allomyces* spp., *Trichomycetes*, *Oomycetes*);
- полисифонный: многоядерный со сплошными (снабженными микроплазмодесмами) перегородками (*Chytridiomycetes* — *Powellomyces*; *Zygomycetes* — *Gilbertella*; *Taphrinomycetes* — *Endomyces*);

3. Сегментоцитный (многоклеточный моно- ↔ ди- ↔ поликарионтический)

- аскомицетный: септальная пора простая, крупная (*Trichomycetes*, *Neoelectromycetes*, *Pezizomycetes*, *Arthoniomycetes*, *Chaetothyriomycetes*, *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Lecanoromycetes*, *Leotiomyces*, *Sordariomycetes*, *Laboulbeniomycetes*, *Urediniomycetes*);
- долипоровый: септа с валикообразным (doliolum) утолщением (*Zygomycetes* — *Dimargaris*, *Heterobasidiomycetes*, *Homobasidiomycetes*).¹⁷

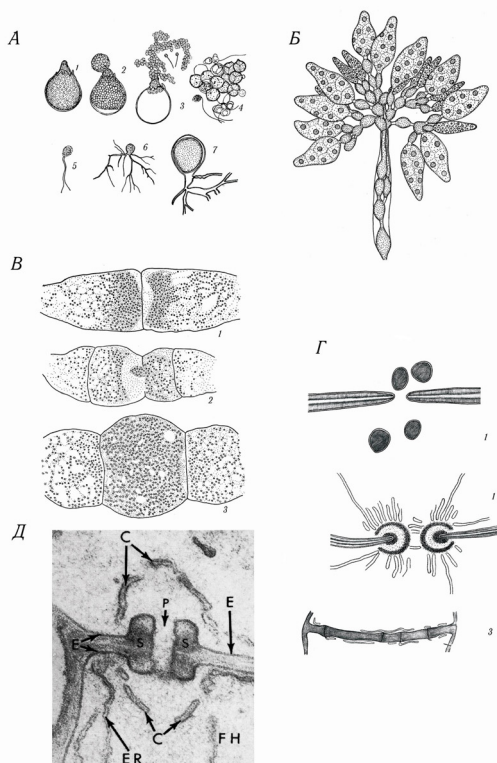
¹⁷ Можно выделить также промежуточный — септомицетный — морфотип, характеризующийся септой с нанопорами (*Septomycetes*: *Agaricostilbales*, *Atractiellales*, *Platyglloeales*, *Sporidiobolales*) и примыкающий по морфогенетическим особенностям к аскомицетному.

Высшие грибы характеризуются в основном сегментоцитным морфотипом, хотя в цикле развития многих из них имеется дрожжевидная стадия; у некоторых представителей она остается преобладающей или даже единственной. С точки зрения эволюционной морфологии, может быть, имело бы смысл более тесно ассоциировать голоцитный дрожжевидный морфотип с сегментоцитным (прототаллоидным), резко противопоставив его морфотипам, характерным для низших грибов. Вопрос этот в настоящее время решается неоднозначно, поскольку является центральным в дискуссии о морфологической эволюции грибного таллома.

В этой дискуссии мы присоединяемся к исследователям, призывавшим рассматривать данный вопрос в тесной связи с учением австрийского альголога Пашера (Pascher, 1914, 1924, 1931) о типах морфологической структуры вегетативного тела таллофитов и их параллелизме в разных филумах, явившимся крупнейшим обобщением в области эволюционной морфологии низших эвкариот XX в. (Chadefaud, 1960; Старобогатов, 1986; Prillinger, 1987; Кусакин, Дроздов, 1994; Starobogatov, 1995).

Именно начиная с работ Пашера широкое распространение среди ботаников получила идея о первичности жгутиконосных форм в эволюции водорослей. С тех пор различные группы растительных жгутиконосцев стали размещать в основании отделов тех водорослей, с которыми они обнаруживали цитологическое сходство, либо обособлять в качестве самостоятельных фил (*Euglenophyta*, *Cryptophyta*). Кроме того, последователи Пашера (прежде всего, Шадфо — Chadefaud, 1960¹⁸) предприняли в целом удачную попытку разместить различные группы гетеротрофов (в том числе грибов) на филогенетическом древе, разработанном для водорослей Пашером. С этого времени началась перманентная ревизия системы эвкариот, в ходе которой стало выясняться, что, во-первых, большая часть гетеротрофных жгутиконосцев и амieb должна быть размещена не в «водорослевой кроне», а у самого основания ствола эвкариот и, во-вторых, что ни одна из групп грибов, наоборот, не может быть выведена непосредственно из амeбoидных жгутиконосцев.

¹⁸ Будучи последователем Пашера в части, касающейся филогении жгутиконосных водорослей, Шадфо тем не менее первичными эукариотами признавал прототаллоидные водоросли группы *Rhodophyceae*.



Илл. 7. Базовые морфотипы грибов. А — голоцитарный ризомицелиальный: *Blastocladiella cystogena* (Chytridiomycota): 1–3 — зооспорангий с формирующимися зооспорами, 4 — слияние зооспор, 5 — планозигота, 6–7 — формирующийся моноцентрический ризомицелий; по: Gäumann, 1964), Б — ценоцитарный — гемисегментоцитарный: *Gonapodya prolifera* (Chytridiomycota; по: Gäumann, 1964), В — ценоцитарный нитчатый: *Syzygites megalocarpus* (Zygomycota; 1 — сближение многоядерных нитей, 2–3 — отделение многоядерной прозигоспоры сплошными септами (по: Gäumann, 1964), Г — сегментоцитарный аскомицетный (1–2) и ценоцитарный полисифонный (3); 1 — *Aspergillus nidulans* (Ascomycota, Fungi Imperfecti), 2 — *Sordaria humana* (Ascomycota: Sordariomycetes — септа, отделяющая незрелый аск), 3 — *Powellomyces variabilis* (Chytridiomycota); по: Lutzoni et al. (2004), Д — сегментоцитарный долипорный: *Schizophyllum commune* (Basidiomycota: Agaricomycetes); С — колпачок долипорного аппарата, S — боченковидное утолщение септы, Е — эктоплазма, ER — эндоплазматический ретикулум, FH — цитоплазма; по: Wells, 1965).

Этот важный тезис следует обсудить более развернуто.

1). Представление о голых протопластах, образуемых некоторыми паразитическими хитридиомикетами (также как оомицетами и гифохитридиевыми) как об «амебоидах», давших начало грибной форме роста (Зеров, 1972), следует оставить. В отличие от настоящих амeboидов (в том числе и миксомикетов), у них практически не развит периферический микрофиламентарный цитоскелет; определенную (весьма ограниченную!) подвижность таким клеткам придает лишь микротрубочковый каркас. Этот факт, как и факт паразитического существования, не позволяет рассматривать голые протопласты первичными в эволюции грибов, но заставляет считать их продуктом вторичной утраты грибным телом твердой клеточной оболочки.

2). Сама вегетативная «грибная» форма — т. е. одетая твердой оболочкой апикально растущая осмотрфная нить — могла произойти из уже имеющей клеточную стенку автотрофной растительной формы, — иначе невозможно объяснить происхождение клеточной оболочки (как выяснилось, у *всех* эвкариот оно — вторичное). Дело в том, что прогрессивное развитие изначально лишенных оболочки гетеротрофов возможно только по пути совершенствования механизмов фаготрофии. Оболочка могла вырабатываться у автотрофных эвкариот как защита ассимилирующей клетки и опора при формировании максимально эффективно использующей полезное фотосинтетическое пространство неподвижной структуры. Вполне возможно, что способность формировать глюкановую стенку эвкариоты получили за счет ассимиляции соответствующих генов цианобактериального симбионта. В дальнейшем, при вторичном переходе части растений к гетеротрофной жизни, ригидная клеточная стенка стала непреодолимой преградой к регенерации фаготрофии: единственно возможным способом гетеротрофной жизни в таких условиях стала осмотрфия. Таким образом, необходимо подчеркнуть, что грибы (хотя и полифилетически) происходят скорее всего от фотосинтезирующих нитчатых (сифональных или же разделенных на клетки) форм, то есть из водорослей (Zmitrovich, 2003).

3). Столь жесткая конвергенция высших грибов и багряннок, захватывающая особенности строения аппарата септальной поры, учитывая разные адаптивные зоны занимаемые этими группами организмов, должна была иметь, как минимум, общую «структурную базу». Эволюционирующей структурой в обеих группах явля-

ется апикально растущая нить, разделенная на сегменты центрипетальными септами — именно на этом морфогенетическом материале и осуществилась конвергенция (текторморфогенез) высших грибов и флоридей. Считать такую структуру обязанной происхождением в одном случае стэкингу фотосинтезирующих клеток (что весьма тривиально среди автотрофов), а в другом — фантастической трансформации гетеротрофного «амебоида» — нет никаких оснований. Замечание И. М. Мирабдуллаева (1994) о том, что параллелизм высших грибов и флоридей обусловлен лишь «общими задачами» многоклеточных безжгутиковых организмов, решаемыми в ходе размножения, может быть признано верным лишь отчасти: например, у не имеющих жгутиков зигнемовых водорослей «решение» этой же задачи имеет совершенно иное морфологическое оформление, что обусловлено иной клеточной архитектурой (в частности, наличием фрагмопласта вместо центрипетальных септ), в то время как у высших грибов не только генеративные структуры, но и вегетативная сфера построена из сходных с багрянковыми модулей.

Таким образом, эволюцию таллома грибов, по нашему убеждению, можно понять только в связи с эволюционными тенденциями водорослей. На илл. 8 и 9 даны две схемы, демонстрирующие возможные эволюционные взаимоотношения между грибными морфотипами, причем мы являемся сторонниками второй из них, а первую принимаем с существенными оговорками: 1) цитологические данные свидетельствуют о том, что ризоподияльная структура таллома является эволюционным тупиком и не может быть связанной с мицелиальной (см. выше); коккоидно-псевдотрихальная форма (типа *Prototheca*) может быть непосредственно связана со жгутиконосной (многочисленные примеры можно наблюдать среди *Chlorophyta*); 2) отрезок от монадной до псевдотрихальной структуры таллома следует рассматривать как автотрофный (см. выше), тем более, что он полностью гипотетичен; и 3) цитологические, морфогенетические и молекулярные данные свидетельствуют о вторичности дрожжевидной¹⁹ формы таллома как продукта неотеической симплификации¹⁹, по причине чего связка «кокки—

¹⁹ Размещение рода *Neoelecta*, характеризующегося развитой многоосевой кладомной структурой, в основание системы *Archiascomycotina* вместе с дрожжевыми организмами (Eriksson, Winka, 1997) существенно размыло представление об архетипе аскомицетов.

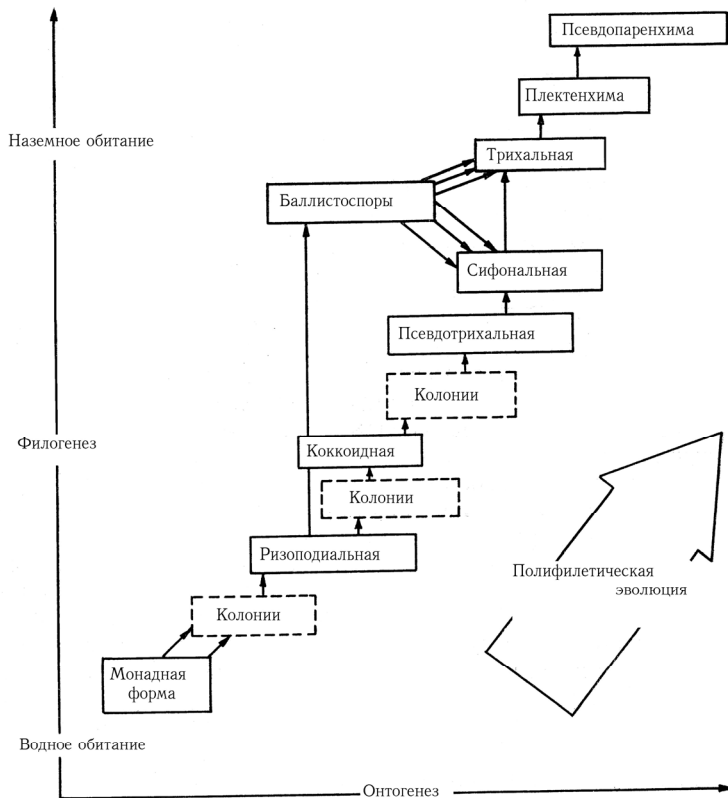
баллистоспоры», на наш взгляд, должна быть вынесена за пределы магистральной линии эволюции грибного таллома.

В итоге следует отметить, что базовой чертой грибных морфотипов является способность клетки к апикальному росту, аксиальная локализация основного массива микрофибрилл, слабое развитие периферического цитоскелета. Если в качестве базового грибного морфотипа рассматривать ценоцитный нитчатый, то становится возможной ординация основных линий эволюции грибного таллома: 1) связанный с эндопаразитизмом веер линий «ценоцит → протопласт», «ценоцит (протопласт) → плазмодий», «протопласт → (моно—полицентрический) ризомицелий», 2) связанная с эпифитизмом и сапротрофизмом в условиях мелких пресноводных водоемов тупиковая линия «ценоцит → гемисегментоцит» (*Monoblepharidales*, *Trichomycetes* gr. p.) и 3) связанная с освоением сухопутных условий магистральная линия «ценоцит → сегментоцит ↔ дрожжи». Основные из перечисленных линий реализуются параллельно в эволюции *Fungi*—2 и *Fungi*—1. Сегментоцитная природа высших грибов определяет общие закономерности и лимиты формообразования этих организмов. Архитектурные особенности аскомицетного и долипорового морфотипов до определенной степени коррелируют с морфогенетическими возможностями высших грибов на более высоком (таллическом) уровне.

Морфотипы кладоталлия. У нелихенизированных высших грибов гипоталлий (вегетативный мицелий) скрыт в толще субстрата, а во внешнюю среду выносятся структуры кладоталлия. Первичная структура кладоталлия определяется характером роста и взаимного расположения осевых филламентов, в то время как надстраивающаяся над первичной и нередко ее «затемняющая» вторичная структура слоевища формируется ответвляемыми от осевых филламентов плевридиями, ответственными за образование псевдопаренхиматических структур медулярной части слоевища, коровых зон и генеративных структур.

При этом у многих аскомицетов кладоталлий организован в форме нематетиев (стром), имеющих коровую зону и концептакулы, под защитой которых развиваются генеративные структуры. По мнению ряда авторов, первые грибные организмы были биотрофами, тесно связанными в развитии с тканями растения-хозяина (Demoulin, 1974; Cooke, Whipps, 1980; Pirozynski, 1981; Evans, 1988) в форме микориз, лишайникового симбиоза и микофикобиоза (Church, 1921; Corner, 1964; Chadeaud et al., 1969; Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1972, 1979; Chadeaud, 1975, 1979; Eriksson,

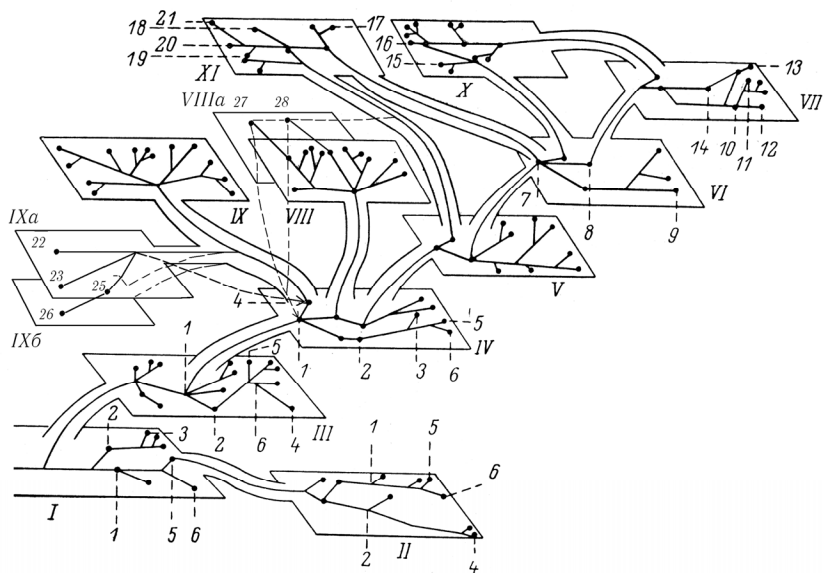
1981; Kohlmeyer, Hawkes, 1983). Согласно этому предположению, эндофитные филаменты первых морских грибов оказались эволюционно лабильной структурой, открывшей путь этой группе в новую адаптивную зону.



Илл. 8. Эволюция грибного таллома по Prillinger (1987) и И. В. Каратыгину (1993).

Будучи изначально приспособленными к внутритканевому биотрофному существованию (это единственно возможный шаг при переходе от автотрофии к гетеротрофии), паразиты в дальнейшем имели важное значение при иррадиации хозяев-макрофитов в приливо-отливную зону, где именно на их основе (может быть, и при участии паразитического генома) формировалось приспособление водорослей к периодиче-

скому иссушению, становление их проводящей и опорно-механической систем.



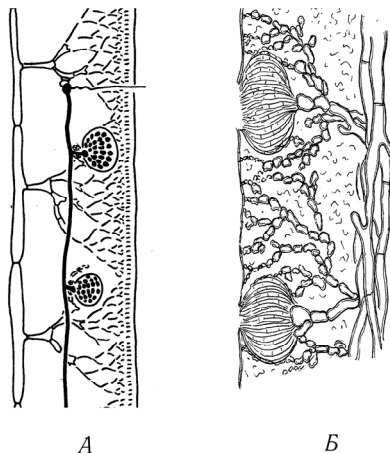
Илл. 9. Гипотетическая схема наиболее крупных арогенезов и идиогенезов в эволюции вегетативного тела эвкариотических водорослей (I—XI; по Н. П. Масюк, 1985) и грибов (VIIa, IXa, б; ориг.).

Типы структуры (базовые морфотипы): I — монадный, II — амебонный, III — гемимонадный, IV — коккоидный, V — сарциноидный, VI — нитчатый, VII — разнонитчатый, VIII — сифонокладальный, VIIa — сегментоцитный грибной, IX — сифональный, IXa — ценоцитный грибной, IXb — голоцитный грибной, X — псевдопаренхиматозный, XI — паренхиматозный.

Подчиненные морфотипы: 1 — одноклеточные, 2 — колониальные, 3 — ценобиальные, 4 — плазмодимальные, 5 — неприкрепленные, свободноплавающие, 6 — прикрепленные, 7 — простая нить, 8 — ветвящаяся нить, 9 — многорядная нить, 10 — тип *Stigeoclonium*, 11 — тип *Coleochaete*, 12 — тип *Draparnaldia*, 13 — тип *Chara*, 14 — тип *Fritschella*, 15 — одноосевой таллом; 16 — многоосевой таллом, 17 — пластинчатый таллом, 18 — тип *Sphacelaria*, 19 — тип *Dictyota*, 20 — тип *Fucus*, 21 — тип *Laminaria*, 22 — грибной симпластический (тип *Mucor*), 23, 24 — грибной полисифонный (тип *Powellomyces*), 25 — грибной гемисегментоцитный (тип *Allomyces*), 26 — ризомицелиальный (тип *Blastocladiella*), 27 — грибной долипорный, 28 — аскимцетный.

Ослабление жестко детерминированных взаимоотношений между мико- и фитобионтом в ходе эволюции происходило по мере

выхода растений на сушу вследствие освоения грибами новых трофических ниш, причем по крайней мере в девоне и карбоне роль мицелиальных сапротрофов в экосистемах была невелика (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1972, 1979; Cooke, Whipps, 1980; Pirozynski, 1981; Goff, Coleman, 1985; Atsatt, 1988; Змитрович, 2001a).



С точки зрения морфологии это значит, что строматический (с концептакулами) тип структуры является скорее архаичным, нежели продвинутым морфообразованием. Он отвечает множественному характеру закладки женских генеративных структур у автотрофных таллофитов (илл. 10). Вполне возможно, полимеризация карпоцентров происходила у предков аскомицетов еще на автотрофном уровне параллельно полимеризации структур типа мутовок филлокладиев (см.

Илл. 10. Принципиальная схема организации генеративной сферы красных водорослей и строматических аскомицетов. А — растущий карпоспорофит водоросли *Platoma* с кластерами карпоспорангиев (по: Corner, 1964); Б — растущий протогамонт аскомицета *Hypocrea* с аскогенными гифами (рис. В. Ф. Малышевой).

Dennison, Carroll, 1966; Chadefaud, 1968). Предположение о строматическом характере спороношений первых аскомицетов вроде бы подтверждается и недавними палеоботаническими данными,²⁰ а также данными онтогенетических исследований.

²⁰ На стеблях и ризомах *Asteroxylon* (нижний девон Шотландии) был обнаружен аскомицет с хорошо развитыми репродуктивными структурами, представленными шаровидными перитециями с удлинённой шейкой, погруженными в эндоstromu (Taylor et al., 1999). По словам И. В. Каратыгина и Н. С. Снигиревской (2004) это на сегодняшний день «самый ранний аскомицет», причем его находка свидетельствует, что «...датировка происхождения крупного таксона грибов (*Ascomycota*), по данным геносистематики, оказалась заниженной (более поздней) по сравнению с этим палеомикологическим свидетельством на 80–100 млн. лет» (стр. 20).

Хорошо изучен онтогенез спороношений грибов рода *Nectria*, в частности, *N. cinnabarina* (Бондарцев, 1931; Strikmann, Chadeaud, 1961) и *N. berolinensis* (Змитрович, Довга, 2004). В обоих случаях развитию сумчатого спороношения предшествует образование прорывающих кору растения собранных иногда в небольшие кластеры полушаровидных или подушковидных спородохиев (*Tubercularia* spp.), состоящих из стромы и палисадообразного слоя конидиеносцев (илл. 11).

Гифы стромы, за исключением базального бугорка, состоят из вздутых клеток и представляют сильно разветвленные филанменты с множественными плевридиями, при взаимном наложении дающими плотную псевдопаренхиматическую структуру (*textura angularis*), вначале гиалиновые, по мере созревания спородохия выделяющие красновато-буроватый экстрацеллюлярный пигмент. Конидиеносцы этих грибов макронематные, многоклеточные. Они образуют плотный поверхностный палисадный слой и несут последовательно ответвляющиеся от главной оси конидиогенные клетки, дающие одноклеточные эллипсоидально-цилиндрические макроконидии. Во вторую половину вегетационного периода внутри тех же стром, путем слияния материнской клетки с одной из вегетативных клеток карпоцентра (т. е. минуя процесс сперматизации) образуются дикариотические аскогенные гифы и начинают формироваться перитеции по типу концептакулов.

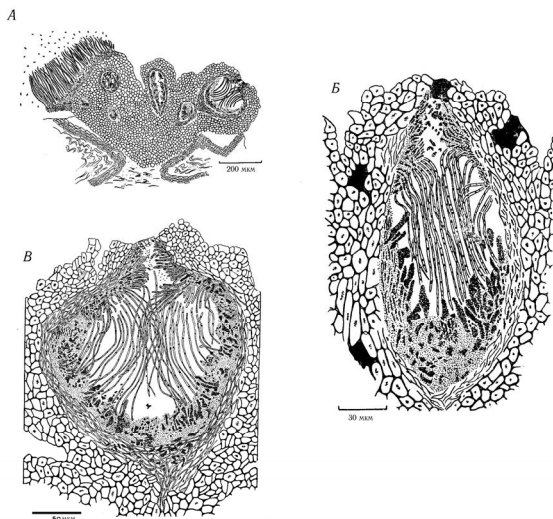
Таким образом, данные виды демонстрируют не только возможный морфогенетический источник структур типа перитециев, но и определенные тенденции трансформации «двудомности» в условиях суши (илл. 21), когда сперматангии выносятся в вегетативную сферу и получают новую — пропативную — функцию.

У многих пиренокарповых лишайников перитеции также имеют множественную закладку и развиваются внутри слоевища по типу концептакулов.

Можно предположить, что именно на строматической основе в различных группах аскомицетов сформировались генеративные структуры типа локул, перитециев, тириотев или апотециев, а также производных от них клейсто- и крустотев.²¹ При этом следует подчеркнуть полифилетическую, и нередко ретроконвергентную природу строматических образований аскомицетов. Вместе

²¹ Так, у аскомицетов родов *Ascocorticium* и *Ascocorticellum* (*Leotiales*) апотеции редуцированы до гипотеция, состоящего из 6–8 слоев стелющихся по субстрату и переплетающихся между собой аскогенных гиф.

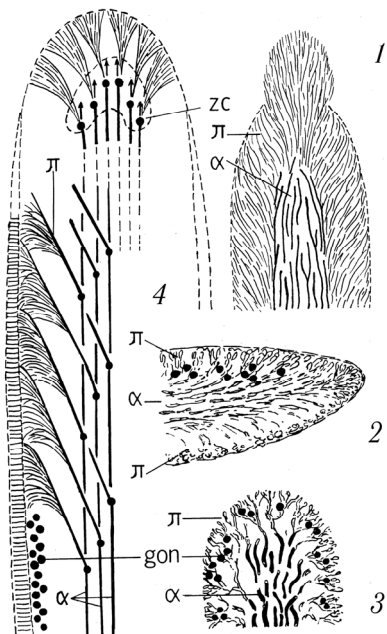
с тем, по крайней мере, среди гипокрейнных и сордариевых грибов, образование стром следует признать плезиоморфным состоянием. Предположение о вытягивании шейки одиночных перитециев по сути «в ожидании» интеграции в стромы, заставляет вспомнить слова Маргелис о том, что «эволюция не профетична, но оппортунистична». Не исключено «вторичное» (связанное с лабильностью формообразования) вытягивание шейки одиночных перитециев у *Ophiostomatales*, но связано оно скорее не с тенденцией к интеграции, а со спецификой экологии этих организмов.



Илл. 11. Последовательные стадии развития перитециев *Nectria cinnabarina* из конидиогенной стромы (по: Strikmann, Chadeaud, 1961): А — конидиогенная строма (спородохий) *Tubercularia vulgaris* с зачатками 6 перитециев, Б — развивающийся перитеций *Nectria cinnabarina* с псевдопарафизами и проасками, В — зрелый вскрывшийся перитеций *N. cinnabarina*.

У лихенизированных аскомицетов кладоталлий получает ассимиляционную функцию, а гипоталлий подвергается редукции. Облигатная фотозависимость лихенизированных аскомицетов привела к ретроконвергенции с кладомными многоосевыми водорослями в образовании не только первичной и вторичной структуры кладоталлия, но и макроформы слоевищ (см. Chadeaud, 1975; илл.

12). Фотобионт как бы «выманил» субстратный мицелий вовне и поляризовал морфогенез, запустив его по автотрофно-растительному типу. «Корковые/кустистые формы», «коровый слой», «центральный тяж» — термины, используемые (либо использовавшиеся) одновременно в морфологии макроводорослей и лишайников.



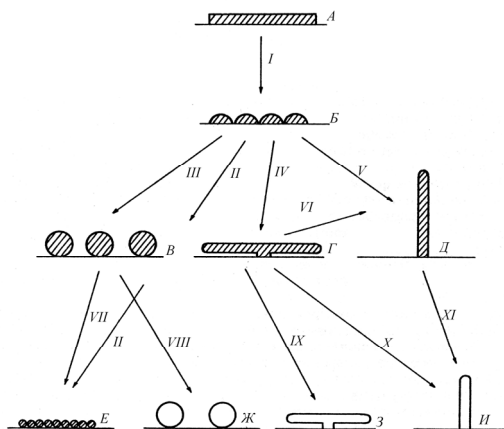
Илл. 12. Вторичное сходство лишайников с многоосевыми водорослями (по: Chadeaud, 1975): 1 — подаций *Cladonia* sp.; 2 — лопасть таллома *Parmelia conspersa*; 3 — изидий того же вида; 4 — принципиальная схема многоосевой кладомной структуры, свойственной лишайникам: α — кладомы, π — плевридии, гон — гонидии, зс — зона ветвления кладома.

Ю. В. Котлов (1995) полагает, что исходными в эволюции лишайников были лепрозные формы (илл. 13). Строение лепрозного слоевища, если рассматривать вегетативную сферу, действительно характеризуется наименьшей степенью морфологической расчлененности. Однако, апотеции лепрозных лишайников, когда они имеются, характеризуются хорошо развитой кладомной структурой; это

позволяет предположить, что формирование гемикладомного гипоталлия представляет собой связанную с приспособлением к быстрой колонизации горизонтального субстрата боковую линию эволюции лишайников, ведущую в пределе к подавлению полового процесса и образованию соредиозных (изидиозных) форм. Косвенным подтверждением этого предположения является приуроченность большинства лепрозных форм к гигромезофильным местобитаниям.

У многих лишайников гипоталлий на ранних стадиях онтогенеза существует в виде множественной «затравочной» кладомной

структуры — т. н. чешуйчатого подслоевища; у ряда представителей (например, *Psora*) в такой форме проходит вся вегетативная жизнь. На наш взгляд, эта структура обладает большим потенциалом в плане разворачивания как ортотропных, так и плагитропных систем филаментов и, в принципе, именно от чешуйчатых форм — в виде веерной схемы — вполне возможно выведение корковых, лепрозных, листоватых, а от них — всех разновидностей кустистых морфотипов (последние могли возникнуть путем преобразования изначально воронковидного подеция — как по линии пролиферации сциф, так и по линии их редукции и образования разветвленных структур с «центральным цилиндром»).



Илл. 13. Пути морфологической эволюции лишайников согласно Ю. В. Котлову (1995). Морфотипы слоевищ: А — лепрозное, Б — плоско-ареолированное, В — шаровидно-ареолированное, Г — листоватое, Д — кустистое, Е — гониоцистное, Ж — шаровидное полое, З — листоватое полое, И — кустистое полое. Морфогенетические события: I — образование отдельных ареол; II — уменьшение диаметра ареол, III — увеличение фотосинтезирующей поверхности ареол; IV, V — уменьшение площади прикрепления к субстрату при увеличении приведенной поверхности слоевища, VI, VII — уменьшение диаметра ареол; VIII, IX, XI — разрушение сердцевин слоевища; X — переход от плагитропного роста к ортотропному.

У базидиальных грибов, для большинства представителей которых характерна гемикладомная структура, вопрос о структуре кладоталлия разрабатывался в основном в рамках

представлений о гифазме ксеназмовых грибов²² Ф. Обервинкlera (Oberwinkler, 1965, 1977), которые негласно распространялись на базидиомицеты в целом. Гифазма в такой трактовке — основной морфогенетический материал базидиом, гомогенная гифальная масса, регулярно и равномерно заполняющая пространство, соотносясь лишь с топологией субстрата и внешними условиями, ограничивающими ее экспансию. Интерес исследователей, придерживавшихся этой концепции, закономерно переместился на описание и интерпретацию особенностей макроструктуры базидиом (иногда с привлечением сведений о характере гифальной системы) как выражения равновесия между контурами экспансии гифазмы и интегральной экологической характеристикой биотопа.

Однако, и при анализе структуры кладоталлия базидиомицетов возможно выявление закономерностей, инвариантных к поверхностным адаптивным преобразованиям, то есть расшифровка кладомной структуры здесь также возможна. И хотя дифференцировать плевридии и осевые филаменты в плодовых телах базидиальных грибов бывает сложнее, чем у водорослей и большинства аскомицетов, положительный результат возможен при использовании в исследовании двух критериев: *морфологического* (различия осевых и придаточных гиф в диаметре, толщине и структуре оболочек) и *топологического* (выявляемая на серии срезов базидиомы связь осевых филаментов со структурами гипоталлия, а плевридиев — с поверхностными структурами базидиомы, их различная направленность роста).

В целом, большинство плодовых тел базидиальных грибов (если соотносить их со строматическим архетипом) могут быть интерпретированы как в различной степени видоизмененные апотеции (рецептакулы²³), рознящиеся особенностями формы роста и

²² У ксеназмовых грибов гифазма понимается в более специфическом смысле — как плотно упакованная гомогенная и более или менее агглютинированная гифальная масса, составляющая основу тяжелой арахноидной базидиомы.

²³ Понятия рецептакула и апотеция в морфологии высших грибов являются недостаточно четкими. Может быть, имело бы смысл ограничить применимость первого термина лишь кругом одноосевых форм (*Laboulbeniales*). У грибов, характеризующихся многоосевой кладомной структурой, понятие рецептакула может подразумевать также и [изначально противоположное] понятие концептакула, поскольку рецептакулом можно назвать *любую микцелиальную структуру, выносящую споронотение над субстратом*, в том числе эктостому. Второй термин означает лишь *открытое плодовое тело* (в отличие от клейстотеция и перитеция) — вне зависимости от формы и типа онтогенеза, и в морфологии имеет смысл употребление этого

модусами морфологической специализации гименофора, при этом все разнообразие форм роста может быть ограничено несколькими основными типами:

1) клавариоидная — кладоталлий отрицательно геотропичный, фонтанной структуры;

2) агарикоидная — кладоталлий отрицательно геотропичный, фонтанной структуры с субапикальной мутовкой радиально ориентированных осевых филламентов;

3) плевротоидная — кладоталлий парагеотропичный, с редуцированной осью и вееровидно ориентированной системой осевых филламентов;

4) кортициоидная (простертая) — кладоталлий положительно геотропичный (до агеотропичного), с редуцированной осью, в виде радиально ориентированной системы осевых филламентов (пример более дробной системы простертых слоевищ дается в разделе 1.4);

5) гастероидная форма роста — фонтанная структура затемняется мультипликацией и взаимным наложением апикальных и базальных плевридиев, формирующих замкнутый базидиокарп.

Многие высшие базидиомицеты способны перестраивать форму роста в зависимости от субстратной локализации. Наиболее яркие примеры этого процесса можно наблюдать у деревообитающих грибов.

Отрицательно геотропичные базидиомы, дифференцированные на ножку и шляпку с положительно геотропичным гименофором, характерны, например, для родов *Favolus* и *Polyporus*. Такие базидиомы именуются также полипороидными или плевротоидными. Общая тенденция структурной трансформации полипороидных и плевротоидных плодовых тел — редукция ножки. Этот процесс тесно связан с условиями формирования базидиом.

При появлении инициалей базидиом сверху субстрата развивается центральная ножка, при росте на вертикальной поверхности ножка становится эксцентрической и боковой, при появлении базидиом снизу субстрата ножка развивается абгимениально, либо вообще отсутствует, а шляпка имеет вид купола или диска с дорзальным прикреплением (*Dictyopanus*, *Scytinotus*). Такие базидиомы именуются резупинатными (перевернутыми). У некоторых видов резупинатные базидиомы редуцируются до маленьких, дорзально прикрепленных чашечек или трубочек — т. н. цифеллоидные грибы.

Редукция отрицательно геотропичной ножки у деревообитающих грибов — закономерный процесс, связанный с наиболее экономичным приспособлением к развитию положительно-геотропичного спороношения. Даже при росте на вертикальных субстратах многие афиллофороидные грибы развивают латерально-прикрепленные (сидячие) базидиомы (*Fomes*, *Trametes*, *Tyromyces*), иногда с сильно редуцированной («ложной» по терминологии Donk, 1964) ножкой (*Climacocystis*, *Abortiporus*). У многих из них, при разрастании на скошенной и обращенной к земле поверхности, основание простирается по субстрату и образуются распростерто-отогнутые, либо распростертые формы, являющиеся по сути также резупинатными (*Cerrena unicolor*, *C. trogii*). Нередко сидячие и распростерто-отогнутые базидиомы сливаются в черепитчатые или лепешковидные образования, занимающие большие площади; по форме шляпки могут быть полуокруглыми или почковидными, раковинообразно согнутыми, иногда полочковидными, желвакообразными или копытовидными.

В зависимости от формы гименофора различают несколько морфотипов резупинатных грибов — стереоидные — с гладким или бугорчатым гименофором и отгибающимся от субстрата краем (*Chondrostereum*), мерулиоидные — со складчатым гименофором и свободным краем, нередко отогнутым в виде шляпок (*Byssomerulius corium*, *Merulius*, *Scytinotus*), кортициоидные — с гладким гименофором и приросшим, либо свободным, иногда также слегка подворачивающимся краем (*Cylindrobasidium*, *Byssomerulius jose-ferreirae*).

В морфогенетическом отношении все переходы от дифференцированных на шляпку и ножку до резупинатных деревообитающих грибов достаточно легки, поскольку изменения не затрагивают структуру основных морфогенетических модулей базидиом — радиально ориентированных осевых филаментов, определяющих первичную структуру спороношения и положительно геотропичных филаментов, ответственных за формирование спороносных поверхностей. Редукции подвергается лишь «фонтанная структура», ответственная у напочвенных грибов за вынесение гименофора над поверхностью почвы для эффективного спороношения и имеющая характер рудимента у деревообитающих грибов. Таким образом, форма многих деревообитающих афиллофороидных грибов достаточно лабильна и часто в процессе развития плодового тела наблюдается переход от одной формы к другой, в связи с чем, в диагностике необходимо учитывать все экоморфологические особенно-

сти гриба — как возрастные, так и субстратно-обусловленные (Змитрович, Малышева, 2004).

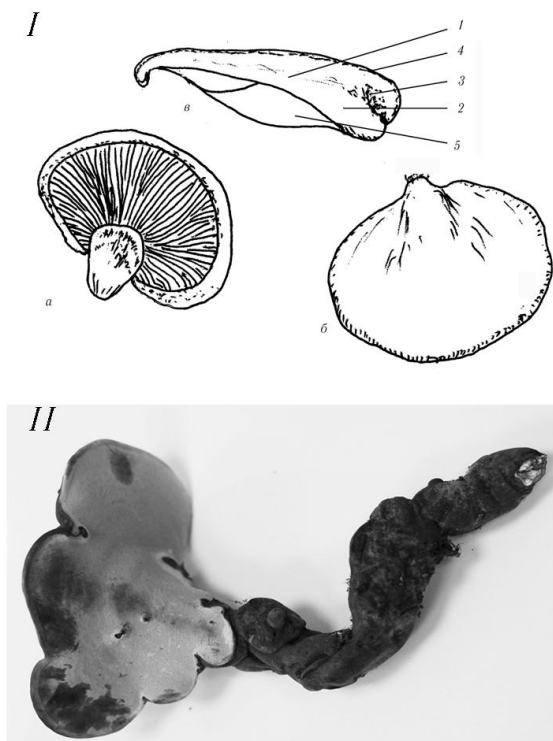
Ножка *Sarcomyxa serotina*. Своеобразный тип прикрепления свойствен *Sarcomyxa serotina* (= *Panellus serotinus*): боковая ножка этого плевротонидного гриба просматривается только снизу; на дорзальной стороне она не дифференцирована (илл. 14). Связано это с тем, что в силу предельно эксцентрического положения ножки сверху к ней прирастает край шляпки, а былая полость между ножкой и краем шляпки заполняется мицелием. Этот необычный феномен мы предлагаем называть вентральной ножкой.

Вопрос о морфогении базидиом — один из центральных в эволюционной морфологии базидиомицетов. В свое время нами совместно с проф. С. П. Вассером (Змитрович, Вассер, 2004; Zmitrovich, Wasser, 2004) был дан очерк этой проблемы, на узловых моментах которого здесь следует остановиться подробнее.

Существует четыре основные версии трансформации плодовых тел в ходе эволюции группы: 1) от кортициоидных крустотециев к распростерто-отогнутым и шляпочным, от последних — к гастероидным формам (Bessey, 1942; Raitviir, 1964; Parmasto, 1968; Зеров, 1972 среди многих других); 2) от гастероидных форм к шляпочным кантареллоидным и агарикоидным, от них — к афиллофороидным, в том числе кортициоидным (Kreisel, 1969; с некоторыми оговорками Singer, 1962, 1971, 1975, 1986); 3) от мало дифференцированных форм типа «мицелиальных клубочков» к напочвенным шляпочным (а также гастероидным) и деревообитающим распростертым (Parmasto, 1986; с некоторыми оговорками Змитрович, 1997; Бондарцева, 1998) и 4) от клавиариоидных к шляпочным, а от них — к резупинатным и гастероидным формам (Corney, 1954, 1964, 1966a, 1968, 1970).

Третья точка зрения до некоторых пор была наиболее широко принимаемой. Однако неоднократно отмечалось, что она не учитывает возможности гетерохронного освоения древесного субстрата различными группами напочвенных грибов.

Реализуемость такой возможности продемонстрируем на одном примере. Практически у всех мерулиоидных грибов, в том числе имеющих полностью распростертые по субстрату базидиомы, обнаруживаются анатомические особенности, сближающие их с агарикоидными формами.



Илл. 14. Вторичные морфогенетические феномены. I. Вентральная ножка *Sarcomyxa serotina* (ориг.): а — нижняя поверхность базидиомы; б — верхняя поверхность базидиомы; в — базидиома в разрезе: 1 — мякоть шляпки, 2 — мякоть ножки, 3 — вторично выполненная полость, 4 — кутикула, 5 — пластинчатый гименофор. II — вторичный вынос фомитоидной базидиомы (*Ganoderma applanatum*; фото В. А. Спирина) в виде перекрученной «ножки»; вероятно, именно такая девиация закрепились в экотипической радиации *G. lucidum*-группы (Zmitrovich, 2010).

Мерулиоидные грибы имеют трехслойные плодовые тела, состоящие из более или менее желатинизированного гименофора, медуллярной части и поверхностного слоя, построенного преимущественно по типу триходермы, причем поверхностный слой обнаруживается и у распростертых форм; прикрепление к субстрату латеральное или дорзальное, обычно небольшое по площади; если плодовые тела распростертые, то они имеют, как правило, свобод-

ные, при созревании отстающие от субстрата края. Наличие характерного абгимениального слоя как у шляпочных, так и распростертых форм у мерулиоидных грибов позволяет считать последние не истинно распростертыми, а скорее резупинатными (перевернутыми), представляющими собой по существу дорзально прикрепленные шляпки с распластанными по субстрату краями (см. Corner, 1971; Змитрович, 2001б). Микроскопические особенности гимениального слоя позволяют уже вне всяких сомнений выводить мерулиоидные грибы из агарикоидных, причем здесь довольно четко выделяются две основные эволюционные линии: *Panellae* — *Merulieae* и *Paxillaceae* — *Serpula* — *Amylocorticieae*. Большая часть распростертых грибов с гладким или близким к гладкому гименофором (*Athelieae*, *Phanerochaetae*, *Hyphodermateae*, и др.) также легко выводится из мерулиоидных грибов этих двух линий, если предположить основной линией эволюции здесь — наиболее экономичное приспособление к положительному геотропизму (Corner, 1954). Оставшиеся группы кортициоидных грибов также можно связать либо с редуцированными агариками, либо с менее дифференцированными клавариоидными и кантареллоидными формами.

Примеры явно вторичного образования резупинатных базидиом в семействе *Thelephoraceae* также широко известны (Corner, 1968; Køljalg, Renvall, 2000).

Таким образом, мы приходим к «*Clavaria*-гипотезе» Корнера (4-я точка зрения), которая оказалась способной наиболее удачно объяснить многие противоречивые факты из области сравнительной морфологии гомобазидиомицетов (Petersen, 1971; Thiers, 1971; Watling, Largent, 1977; Jülich, 1982; Pegler, Young, 1981; Коваленко, 1984). Самое главное, что в основе эволюционного дерева, в соответствие с гипотезой Корнера, мы вынуждены располагать клавариоидные и кантареллоидные таксоны, характеризующиеся целым комплексом действительно примитивных признаков. «*Clavaria*-гипотеза» Корнера хорошо согласуется и с предположением о стихобазидиальных *Clavulinaceae* как наиболее примитивной группе гомобазидиомицетов.

Эволюционное дерево гомобазидиомицетов, если мы примем гипотезу Корнера, будет напоминать фонтан, «струями» которого окажутся стволы кантареллоидных и агарикоидных грибов, а «брызгами» — различные группы резупинатных афиллофоровых, но не только. «*Clavaria*-гипотеза» постулирует еще, что с различными

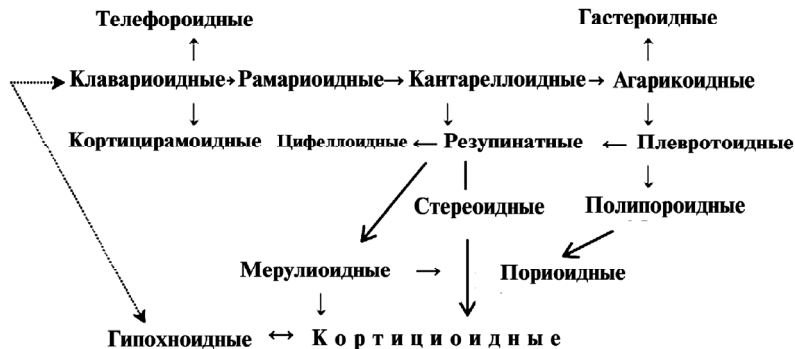
группами агариковых грибов связаны происхождением гастеромицеты.

Гипотеза происхождения секотиевых и гименогастровых от различных групп *Agaricales* не нова; с середины XX столетия ее активно развивали Гойман (Gäumann, 1964), Эйм (Heim, 1971), Зеров (1972) и другие авторы в противоположность группе исследователей, рассматривающих гастеромицеты в качестве анцестральных форм базидиальных грибов (Singer, 1962; Demoulin, 1974; Singer, 1975). Однако, вопрос о происхождении эндогастеромицетов Эйм с единомышленниками пытались не заострять, считая эту группу достаточно примитивной. Гипотеза же Корнера в этом смысле более прямолинейна: она предполагает происхождение эндогастеромицетов от гименогастровых в порядке дальнейшей потери агарикоидного облика и трансформации спороносящей ткани (Corney, 1964).

Вторичная природа замкнутых базидиокарпов как у аскомицетов, так и у базидиомицетов сегодня признается большинством микологов. В отношении базидиомицетов краткое резюме процесса образования замкнутого базидиокарпа (гастромицетизации) дает Тирс в статье «Секотиоидный синдром» (Thiers, 1984). Согласно предположению Тирса, среди агарикоидных грибов, приспособившихся к обитанию в условиях открытых пространств, шел отбор таких форм, которые защищают гимений от потери влаги. Защита эта оказалась наиболее эффективной при фиксации одной из ювенильных стадий развития спорокарпа, а именно, — стадии с нераскрывшейся шляпкой. На этой стадии была утеряна способность к активному отбрасыванию спор (причем, следует отметить, что происходило это независимо в различных группах агариковых, охваченных «секотиоидным синдромом»). При утере активного отбрасывания спор ножка утратила свои селективные преимущества; она сохранилась у некоторых форм лишь в виде колумеллы среди глебы. Потеря ножки постепенно приводила многие грибы к образованию плодовых тел внутри почвы; в связи с утерей ножки стало возможным и полностью ангиокарпное развитие гименофора, сформировался типичный гастероидный базидиокарп. Развитие же гименофора под перидием привело к превращению его в систему не связанных между собой лакун. (См. рис. 15)²⁴.

²⁴ Вопросы морфогении гастеромицетов и, в особенности, *Phallales*, в данной работе специально не затрагиваются.

БАЗИДИОМЫ:



Илл. 15. Схема морфогении плодовых тел базидиомицетов (по: Змитрович, Вассер, 2004).

Взгляды на эволюцию гименофора базидиомицетов у различных микологов также расходятся. Несомненно, у первых гомобазидиомицетов гименофор должен был быть гладким палисадообразным слоем. Такой тип наблюдается, с одной стороны, среди клавариоидных грибов, имеющих отрицательно-геотропичные, вертикально растущие базидиомы, с другой стороны — у имеющих распростертые по субстрату положительно-геотропичные базидиомы грибов, относимых со времен Гертера (Herter, 1910) к большому семейству *Corticiaceae* (Parmasto, 1968, 1986). Примечательно, что эта последняя группа наиболее часто рассматривалась в качестве исходной в эволюции гомобазидиомицетов, а возможность вторичного возврата к гладкой поверхности гименофора в ходе эволюции отрицалась.

Однако, с течением времени накапливались факты и другого рода, заставляющие по-иному взглянуть на, казалось бы, уже прочно установившиеся концепции. Прежде всего, противоречивый взгляд систематиков, придерживающихся классических воззрений, стали вызывать цифеллоидные грибы, редуцированный характер гименофора которых нельзя было отрицать. С другой стороны, у многих «гемиагарикоидных» грибов из семейств *Tricholomataceae*,

Lentinaceae, *Paxillaceae*, *Gomphidiaceae*, так же как и у кантареллоидных, просматривается тенденция к образованию перемычек между пластинками или радиальными складками с образованием ячеистого, либо сетчатого гименофора. Особенно эта тенденция выражена у деревообитающих грибов. При переходе же плодовых тел от латеральных к резупинатным (перевернутым с дорзальным прикреплением) радиальная ориентация пластинок (складок) полностью теряется, и анастомозы становятся вполне «равноправными» элементами получающегося таким образом мерулиоидного (складчато-извилистого) гименофора. В правомерности приведенного объяснения легко можно убедиться, рассмотрев вариабельность гименофора *Tapinella panuoides* и *Serpula olivacea* в зависимости от прикрепления базидиом к субстрату. Мерулиоидный же гименофор в определенных условиях может переходить в почти гладкий или гладкий. У некоторых видов (*Serpulomyces borealis*, *Amylocorticiellum molle*) изначально мерулиоидный гименофор способен разглаживаться при высыхании.

Своеобразной модификацией мерулиоидного может считаться полипороидный гименофор: главное отличие состоит в том, что ячейки (или трубочки) здесь становятся более глубокими, а их края — стерильными. Переходы от мерулиоидного к полипороидному гименофору можно продемонстрировать у целого ряда видов: *Gloeoporus pannocinctus*, *Ceriporia tarda*, *Oxyporus latemarginatus*, *Castanoporus castaneus*. Однако, пластинчатый гименофор в некоторых линиях развития может превращаться в полипороидный, минуя мерулиоидную стадию. Ряд примеров можно найти среди *Lentinaceae*, где встречаются виды, характеризующиеся обильными анастомозами между пластинками; для других представителей характерен уже ячеистый (фаволоидный) гименофор.

Аберрантными формами полипороидного гименофора являются лабиринтовидный (дедалеоидный), переходящий в некоторых случаях в радиально-пластинчатый (*Daedaleopsis*, *Lenzites*, *Cerrena*, *Gloeophyllum*), ирпексовидный (трубочки расщепляются с образованием зубцов или скребковидных пластин, расположенных беспорядочно (*Irpex*), радиально (*Antrodiella*, *Trichaptum* spp.) или концентрически (*Cyclomyces*). Полипороидный характер этих девиаций был очевиден уже давно (Бондарцев, 1953, и др.), хотя в аспекте параллелизма формообразования с *Lentinaceae* этот факт, насколько нам известно, в литературе не обсуждался. Вместе с тем, вторичное образование пластинок полипороидными грибами

вполне можно расценивать как «обнажение» базовой структуры — радиально ориентированных элементов гименофора.

Гименофор *Schizophyllum* одними авторами расценивался как дериват пластинчатого (типа *Lentinaceae* — Pegler, Young, 1971), другими — как полицифеллоидный (Cooke, 1961; Donk, 1964; Ginns, 1974; Singer, 1975), третьими — как видоизмененный мерулиоидный (Stalpers, 1988). Очевидно, что все эти три идеи можно согласовать между собой. Поскольку и цифеллоидный, и мерулиоидный гименофор связаны происхождением с радиально-пластинчатым (-складчатым), логично предположить, что гименофор *Schizophyllum* представляет собой весьма специализированный, приспособленный к спороношению в засушливых условиях, изначально агарикоидный или мерулиоидный гименофор. Морфогенез *Schizophyllum commune* активно изучался и изучается, однако интерпретации результатов экспериментов различными авторами диаметрально противоположны. Например, Л. Ф. Горовой (1990) считает, что полицифеллоидная структура плодовых тел этого гриба формируется изначально. Сталперс (Stalpers, 1988) наоборот, указывает, что зародыши базидиом *Sch. commune* являются одиночными куполообразными, напоминающими таковые *Auriculariopsis ampla*, а более сложная структура гименофора проявляется на последующих стадиях, когда его поверхность становится ребристой, а по краю возникают инвагинации; в дальнейшем он начинает члениться на доли по обозначившимся внешним и внутренним границам. По нашему мнению, *Schizophyllum* представляет собой одно из сохранившихся звеньев между гемиагарикоидными (вроде *Panellus*) и мерулиоидными (*Auriculariopsis*, *Plicaturopsis*, *Merulius*) грибами, причем сохранившимся во вторичном, ксероморфном состоянии, явившемся результатом нарушения одного из начальных этапов морфогенеза базидиомы.

Другие полицифеллоидные грибы (*Fistulina*, *Stromatoscypha*) также, вероятно, представляют собой какие-то вторичные продукты становления полипороидного и мерулиоидного типов гименофора.

Шиповидный гименофор, очевидно, в различных группах формировался различными путями. Помимо усложнения гладкого гименофора имеются и другие возможности. Изучение варьирования гименофора и структуры трамы у различных представителей родов *Phlebia*, *Byssomerulius*, *Phanerochaete*, *Hyphoderma*, *Hyphodontia* наводит на мысль, что шиповидный гименофор во многих случаях связан происхождением с мерулиоидным через флебиоидный и радулоидный (скребковидный). Последний же эволюциони-

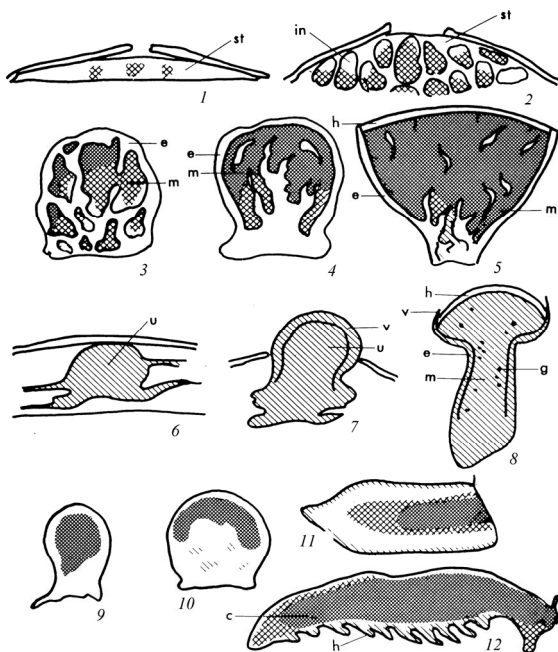
ровал в двух направлениях: через бугорчатый к гладкому и к одонтоидному. Одонтоидный гименофор, в свою очередь, мог как прогрессировать (формирование псевдоцистидного стержня, удлинение шипов), так и деградировать до грандиниоидного, мучнистого и гладкого. Из складчатого, или даже складчато-пластинчатого *Cantharellus*-типа, логичнее выводить и шиповидный гименофор ежевиков, имеющих ножку. Ирпексовидный гименофор, как уже отмечалось ранее, связан с полипороидным (*Trameteae* — *Irpex* — *Steccherinum*). (См. рис. 16).

ГИМЕНОФОР:



Илл. 16. Пути морфогении гименофора базидиомицетов (тренд просматривается слева направо и сверху вниз). (По: Змитрович. Вассер, 2004).

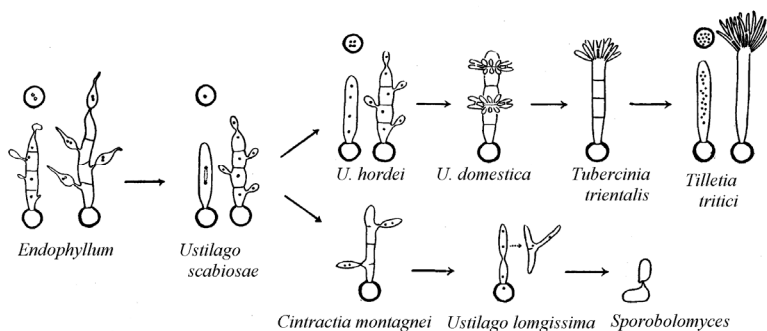
Различия между аскомицетами и базидиомицетами в закономерностях формирования кладоталлия связаны в большей степени не с характером спороношения, а с характером базовых метамеров. Аскомицетные (с простой септальной порой) модули склонны давать кладомную (одно- и многоосевую) структуру, часто с развитием псевдопаренхиматического эксципула (*textura angularis*), тогда как долипоровые модули дают обычно гемикладомную структуру и неспособны к образованию типичной псевдопаренхимы, аналогом которой в данном случае можно считать образование уплотненной структуры субгимения (*textura porrecta*).



Илл. 17. Последовательные стадии развития желатинизированных плодовых тел некоторых аскомицетов и базидиомицетов по Moore (1965): *Bulgaria inquinans* (1–5), *Cudonia lutea* (6–8), *Pseudohydnum gelatinosum* (9–12). Условные обозначения: с — плектенхима, е — эктальный эксципул, in — инициалы плодовых тел в строме, m — медулла, s — субгимений, st — строма, u — недифференцированная гифальная масса, v — велум, g — очаги секреции желатинозной субстанции; нежелатинизированные части плодовых тел — без штриховки, желатинозный матрикс — косая штриховка, желатинизирующая гифальная масса — сетчатая штриховка.

Следует отметить, что морфогенетические различия между аско- и базидиомицетами нивелируются у облигатно-паразитических форм, развитие структур воздушного мицелия которыми сведено к минимуму, а также у форм с желатинизированными плодовыми телами, хотя в последнем случае связь с исходными вариантами «апотециев» все же просматривается (илл. 17).

В предыдущем разделе уже отчасти упоминалось, что мицелий высших грибов способен к почкованию с образованием дрожжевых клеток. У высших базидиомицетов подобные структуры можно получить при выращивании штаммов на жидких питательных средах. В природе почкующиеся грибы особенно часто встречаются в слизетечениях растений. В таких условиях клетки могут отпочковываться не полностью, с образованием рыхлого псевдомицелия. В экстремальных условиях, например, на поверхности камней, возможно также обитание почкующихся высших грибов, однако псевдомицелий здесь получает очень плотную укладку, наподобие *textura angularis* кладочных аскомицетов, либо образуются сарциноидные структуры (Богомолова и др., 1998).



Илл. 18. Возможный путь происхождения устимицетов и устимицетных дрожжей от предковых форм, подобных эндоциклическим *Uredinales* (по: Linder, 1940).

Некоторые авторы рассматривают способность дрожжевых грибов к образованию псевдомицелиальных структур в качестве прообраза мицелиальной организации. Сторонник прототаллического происхождения эвкариот, Шадфо (Chadefaud, 1953), предполагал, что мицелий гипотетического прародителя аскомицетов представлял агрегат самоповторяющихся дрожжевидно-прототаллических структур — «данжардьенов». В пользу такого предположения, на первый взгляд, свидетельствует и сходство структуры колоний дрожжей рода *Rhodotorula* и желатинизированных базидиом рода *Tremella*, сохраняющих в полной мере зону

«данжардьенов».²⁵ Сохраняются сторонники подобных представлений и в настоящее время (см. рис. 8).

Однако, представления эти встречают серьезные возражения, впервые систематизированные пионерным исследователем онтогенеза дрожжевых грибов Г. А. Надсоном (1911). Генетическая гетерогенность дрожжей была показана в середине XX в. В 1960–70-е гг. найдено место большинства родов как в системе сумчатых и базидиальных грибов, так и в их жизненных циклах, причем, как оказалось, во всех циклах появление дрожжевидной стадии вторично и связано с ростом в неплотных средах (нектар, камеди, желатинозный матрикс тремеллоидных спороношений, внутренняя среда животных организмов — см. Kreger-van Rij, Veenhuis, 1971; Moore, Kreger-van Rij, 1972; Kwon-Chung, Popkin, 1976; Walt et al., 1976; Moore, 1987; Walt, 1987; Kreisel, Shauer, 1989; Boekhout et al., 1993; Prillinger et al., 1993; Suh et al., 1993; илл. 18). Кроме того, диплоидные, моно- и дикариотические дрожжи способны воспроизводить только перечисленные кариологические состояния и не способны давать ценоцитный (и сегментоцитный) мицелий.²⁶ Характер фрагментации оболочки при делении дрожжей и вегетативных клеток мицелиальных грибов также различен (бластический и «таллический» соответственно). Предположение Шадфо об изначальной мультипликации несущих пряжки «данжардьенов» входит в противоречие как со скромным местом дикариотической стадии в жизненном цикле всех аскомицетов, так и с явной морфогенетической аналогией пряжек со вторичными анастомозами псевдопаренхиматозных водорослей, развивающихся только в условиях сложной (как морфологически, так и кариологически) кладомной структуры.

Интересными в отношении данного вопроса, как нам кажется, являются работы Надсона (1923), исследовавшего морфологические особенности организмов, обитающих в весенних слизетечениях древесных пород. Помимо различных дрожжевых клеток, для данного местообитания автором указаны в большом количестве *Prototheca*, апохлоротические формы *Pleurococcus*, которые, по словам Надсона, по габитусу приближаются к дрожжам. Столь явные параллелизмы эпифитных коккоидных зеленых водорослей с

²⁵ На самом деле сходства эти можно объяснить определяющим влиянием желатинозного матрикса на характер пролиферации грибных клеток.

²⁶ Исключение составляют т. н. «муконовые дрожжи», представляющие собой почкующиеся ценоциты, вторичная природа которых также очевидна.

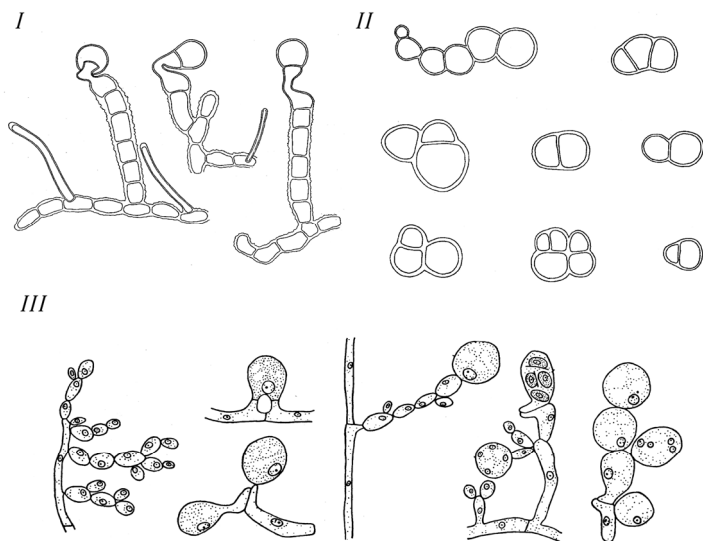
дрожжами заставляют вспомнить тот факт, что по крайней мере часть первых происходит из кладомных нитчатых форм (илл. 19), а простота структуры их вегетативного тела связана со сменой жизненной стратегии (Вассер, 1989; Seravin, 2001) и в общих чертах сравнима с симплификацией кладомной структуры у лепрозных лишайников, хотя последняя и не заходит столь далеко.

Экоморфоцикл. Понятие экоморфы (текторморфы, стиломорфы) имеет не только морфологическое, но и биологическое содержание — если под морфологией гриба понимать *порядок расположения* метамеров, а под биологией — особенности циклов *смены систем метамеров в онтогенезе* (Хохряков, 1979). Ю. Г. Алеев (1986) считает, что смена экоморф в цикле развития вида (экоморфоцикл) «отражает приспособленность вида к существованию к динамичной среде и максимальному освоению ее материальных и энергетических ресурсов» (стр. 385). На наш взгляд, однако, *основным содержанием экоморфоцикла является последовательное развертывание базисных текторморфологических структур, обеспечивающих экотопически адекватный финальный стиломорфогенез*. Развертывание систем метамеров находится под контролем флуктуирующей внешней среды, способной вносить коррективы в принципе на любом этапе, но на последних этапах экоморфогенеза (стиломорфогенез) роль этих коррекций наиболее существенна.

Современный эколог С. П. Арёфьев (in litt.) отмечает:

«Живая природа не столь рациональна, как наши представления о ней; иногда она напоминает Плюшкина — ведь он по-своему всеобщая категория. Геном, да и биоморфа — это как старый халат у природы-Плюшкина. Он весь уже состоит из заплат, вставок, новых деталей, за которыми старая, «напервошитая» ткань уже и почти не видна, да и многие старые заплатки уже не видны. Все это не только не видно, но давно уже и не нужно, поскольку весь халат держится на новых заплатках. Никакого современного адаптивного значения старая ткань халата не имеет, но убрать ее настолько трудно, что и бессмысленно. Вот вам и консервативный признак!».

На наш взгляд, адаптивный смысл этой консервативной «напервошитой ткани» (т. е. текторморфы) все же имеется. Он выявляется на уровне онтогенеза — основного субъекта эволюции и адаптогенеза (Шмальгаузен, 1938), где текторморфа выступает как морфогенетическая матрица, «обрастающая», по мере развертывания морфоструктур и их взаимодействия с агрессивными факторами среды,



Илл. 19. Редукция кладомной системы в роде *Trentepohlia* (*Chlorobionta: Ulvophyceae*) и *Endomycopsis* (*Ascomycota: Endomycetes*) по: Cribb (1964), Gäumann (1964). I — *Trentepohlia bogoriensis* — эпифит мангровых зарослей, II — *T. umbrina* — эпифит сухопутных древесных растений, III — *Endomycopsis fibuliger*: почкующиеся вегетативные гифы и гаметангии.

идиоадаптивными «заплатами», что ведет в конечном итоге к формированию и онтогенетической стабилизации определенной стилормфы («старый плюшкинский халат»). Если сформулировать более строго, *тектормфа в экоморфоцикле выступает в качестве морфогенетической матрицы для развертывания в тех или иных условиях среды онтогенетически стабилизированной стилормфы*. Любые эволюционные новшества возникают лишь в ходе развертывании онтогенеза в конкретных средовых условиях: «надо признать, что направление филогенетических дифференцировок определяется, с одной стороны, изменением среды обитания (влияющим на протекание элементарных эволюционных процессов), а с другой — существованием в скрытом виде онтогенетических дифференцировок разного масштаба и плана, определяющих реакцию организма на изменение среды» (Тимофеев-Ресовский и др.,

1977, стр. 195). Продолжительностью же онтогенеза определяются темпы эволюции групп.²⁷

Целостность экоморфоцикла определяется особенностями занимаемой видом экологической ниши. У ряда водных грибов, а также высокоспециализированных паразитов наземных растений экоморфоцикл (= жизненный цикл) фрагментирован и представлен пространственно разобщенными и морфологически неэквивалентными системами метамеров; в то же время у большинства высших грибов метамерные системы пространственно совмещены и экоморфоцикл характеризуется высокой степенью интегрированности.

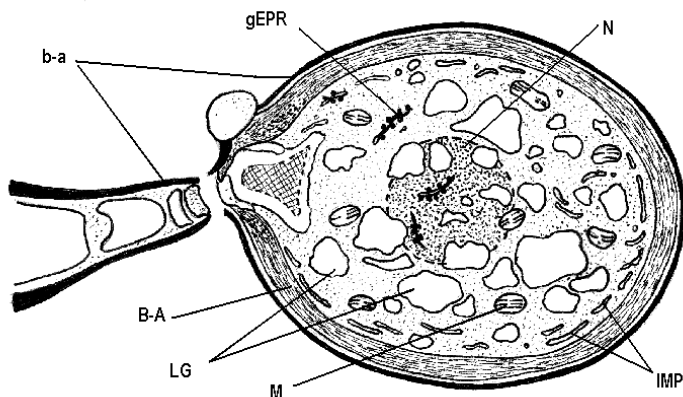
Лишь у немногих видов грибов (причем не относящихся к высшим) экоморфоцикл представляет смену в цикле развития равноправных (морфобиологически эквивалентных друг другу) экоморф. У большинства видов наблюдается смена систем метамеров, приводящая к *стабилизации и самоподдержанию* финального (стиломорфного) состояния. Именно это состояние и соответствует представлению о собственно «экоморфе», «экобиоморфе», «жизненной форме»:

«За низшую единицу классификации жизненных форм предлагается принимать *морфологически специфичную* (курсив наш — авт.) стадию онтогенеза одного вида как элементарную, далее неделимую ... морфоэкологическую единицу во времени и многомерном пространстве абиотических и биотических факторов среды» (Несис, Нигматуллин, 2003).

Другие стадии экоморфоцикла обычно не обладают *экоморфологической целостностью, субъектностью*, как бы ни была велика выполняемая ими роль. В качестве такой вспомогательной единицы у грибов, вне всяких сомнений, являются споры.

Спора представляет собой покоящуюся стадию жизненного цикла (вне зависимости от ее кариологического статуса). Независимость от экзогенных источников питания ведет к общей характерной габитуальной особенности — относительной компактности (в пределе — к сферической форме с минимальным значением приведенной удельной поверхности, а именно $S = 2.199$) (Алеев, 1986). Другой фундаментальной особенностью споры является наличие непроницаемой (точнее, избирательно проницаемой) защитной оболочки — спородермы.

²⁷ С этим связан, например, «субъективизм» работы «молекулярных часов» в различных группах организмов.



Илл. 20. Базидиоспора (цитологический обзор): *b-a* — остаток стеригматической стенки (перина), *B-A* — собственно споровая стенка (экзина), *N* — ядро, *M* — промитохондрии, *gEPR* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *IMP* — внутриспоровые мембранные пакеты, *LG* — гранулы липидов (илл. В. Ф. Малышевой из: Spirin et al., 2005).

У базидиальных грибов споры начинают образовываться в базидиях во время постмейотических митозов по энтеробластическому типу — как эндоконидии некоторых дейтеромицетов. В спору попадают все компоненты базидиальной цитоплазмы, причем по мере созревания споры диссимиляционные процессы в плазме затухают, так что зрелая спора оказывается заполненной гранулами неиспользованных липидов, митохондриями, дедифференцированными до состояния мелких сферул (промитохондрии) и свободными, а также ассоциированными с эндоплазматической сетью рибосомами (илл. 20). В создании оболочек принимает участие как материал базидиальной стенки, так и продукт работы цитоплазматической эндоплазматической сети, сгружающей в районе плазмалеммы разнообразный материал, в частности, смесь 1.3–1.6-глюканов. Глюканы в спородерме играют двоякую роль: они являются и структурным веществом, выполняющим аморфный матрикс, но и резервом используемым при прорастании споры.

В цитоплазме накапливаются вещества, ингибирующие метаболические системы (изоамиловый спирт, изовалериановая кислота), запасные питательные вещества (липиды, гликоген, трегала-

лоза), которые в дальнейшем используются в процессе прорастания, высвобождая большое количество глюкозы и далее — глюкозо-6-фосфата, фосфоенолпирувата, этанола, малата, что ведет к увеличению в клетке восстановленных форм НАДФ Н, НАД Н и АТФ.

Прорастание спор стимулируется температурой (Cotter, 1981), повышенной влажностью, и уменьшением рН среды. Большой вклад при активизации протопласта вносит энзим трегалаза, которая атакует неактивную форму запасной диол-трегалозы. Параллельно освобождению глюкозы включаются гидролазные и оксидазные энзиматические системы, активизируются рибосомы, начинается синтез АТФ (т. н. фаза сферического роста по Bartnicki-Garcia, 1968). Эта фаза соответствует изодиаметрическому вздуванию споры за счет активного поглощения из внешней среды воды путем эндосмоса. Большую роль в этом играют коллоидные системы как цитоплазмы, так и спородермы, где начинается энзиматическое расщепление дисульфидных мостов, соединяющих гликопротеины клеточной стенки, сопровождающееся дедифференциацией ее страт, напитывание водой, желатинизация матрикса, из которого в увеличивающийся в объеме протопласт поступают резервируемые в стенке пролин, аланин и др. Именно на этой стадии происходит иммобилизация запасенных в клеточной стенке глюкоз.

При достижении описанных условий протопласт переходит в премитотическое состояние: начинают вытягиваться митохондрии, более различимыми (особенно в районе ядра) становятся рибосомы, эндоплазматический ретикулум дает множество лизосомальных цистерн, наконец, аморфный и неразличимый в электронном микроскопе рибонуклеопротеид оформляется в парануклеарные базофильные (и цианофильные) гранулы (полярные тела веретена), к полюсу (поре прорастания) тянутся фибриллярные тяжи цитоскелета. Формирование микрофибриллярного тяжа и поляризация спороплазмы знаменуют начало выталкивания ростковой трубки через пору прорастания и дальнейшего гифального роста. Сходные функции в жизненном цикле гриба ведут к удивительной унификации морфологических и цитологических особенностей спор грибов самых разных таксономических групп (планиморфогенез) (см. табл. 1).

Как и у других эвкариотных организмов, жизненный цикл высших грибов имеет «аккумулятивный» отрезок, для которого характерны рост таллома, запасание энергии и пластических ресурсов, и «диссипативный» отрезок, на котором происходит образование генеративных структур и распространение пропагул (илл. 21).

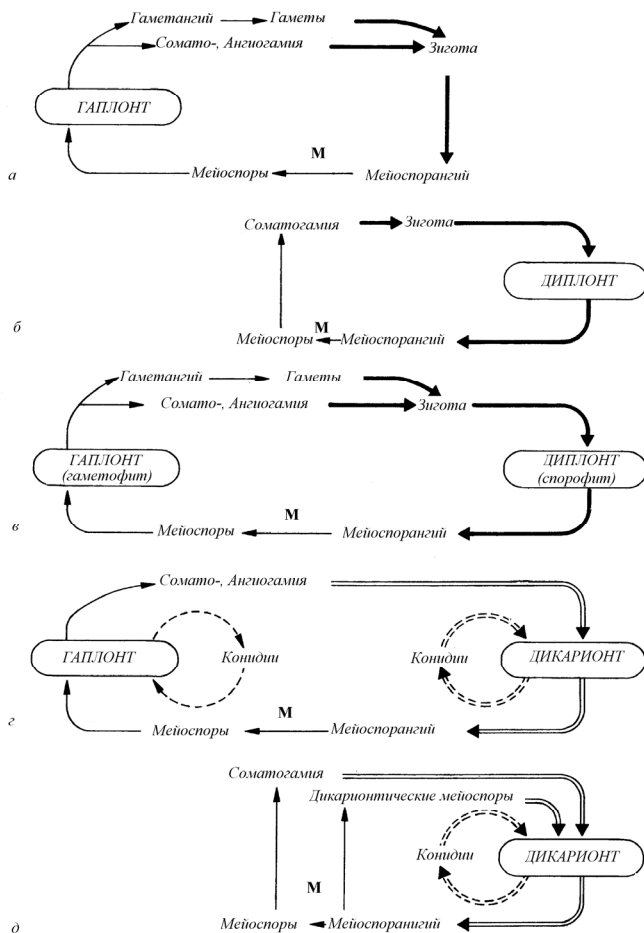
В обобщенном виде, «аккумулятивному» отрезку жизненного цикла высших грибов соответствует фаза споронта (гаплоидный гетерокарионтический мицелий аскомицетов; дикарионтический мицелий базидиальных грибов). На этой стадии могут формироваться propagules типа макроконидий и хламидоспор; у базидиальных грибов порядка *Uredinales* развивается дикарионтическое уредоспороношение. «Диссипативному»²⁸ отрезку соответствует образование зигот и следующая за их прорастанием стадия гамонта, обычно дифференцированная у высших грибов на 3 базовых состояния — 1) протогамонт (аски, базидии, промицелий *Ustilaginiales*), 2) гамонтоциты (аскоспоры, базидиоспоры, споридии), 3) эвгамонт (первичный мицелий базидиомицетов и аскомицетов до появления анастомозов, дрожжи *Tremellales*).

Морфологически трофическая стадия соответствует гипоталлию, или субстратному мицелию, т. е. вегетативной сфере гриба. У аскомицетов в каждом сегменте вегетативного мицелия функционирует несколько гаплоидных ядер, у базидиомицетов в большинстве случаев дикарион²⁹, что обеспечивает на этой энергоемкой стадии наиболее полную и безошибочную экспрессию их достаточно компактного генома. На этой стадии различные мицелии способны к вегетативным анастомозам, равно как и к множественной стохастической фрагментации внутри субстрата, отчего к этому состоянию гриба весьма проблематичным становится приложение понятия особи. Такая структура иногда описывается как *мицелиальный лабиринт, населяемый ядерными и митохондриальными популяциями* (Rayner, 1991) и уподобляется Интернету (Stamets, 2005).

Генеративная сфера высших грибов — часть кладоталлия, специализированная для развития зигот и гамонта. У аскомицетов она представлена: 1) в большей или меньшей степени дифференцированными материнскими клетками (= аскогонами, = архикарпами), 2) сперматангиями, либо выполняющими их функцию вегетативными гифами, 3) получающимися в результате оплодотворения материнской клетки дикарионтически-

²⁸ Термин этот не следует понимать буквально, поскольку на этой стадии также происходит запасание энергии, хотя по валовым ростовым характеристикам эта фаза все же является менее энергоемкой.

²⁹ Ряд базидиомицетов характеризуется также многоядерными сегментами.



Илл. 21. Кариологические циклы грибов: а — гаплофазный (*Chytridiomycetes* — *Monoblepharidales*, *Zygomycetes*, микроциклические *Uredinales*), б — диплофазный (*Endomycetes* — отдельные представители *Saccharomycetales*), в — гаплофазно-диплофазный (*Allomycetes*, *Chytridiomycetes* — *Chytridiales*, *Endomycetes* — *Proto-mycetes*, *Spermophthora*), г — гаплофазно-дикариофазный (большинство аскомицетов и базидиомицетов), д — дикарионтический (*Uromycetes* — *Tilletiales*, *Ustilago nuda*). По: Kreisel (1969).

Таблица 1

Термины, описывающие особенности спор высших грибов
(производятся от слова «спора» с помощью соответствующей приставки)

Приставка	Особенности спор	Примечание	Приставка	Особенности спор	Примечание
Адело-	бесполого размножения	син. — конидии	Дито-	гифовидные септированные	
Адиа-	крупные сферические		Иантино-	фиолетовые	
Акро-	экзогенные, апикальной локализации		Калипстрактные	с отстающим мешковидным периспорием	
Акро-	созревающие на спороносе акропетально	прим. к конидиям	Катено-	расположенные в цепочке	
Акропоро-	экзогенные, появляющиеся через пору спороноса		Кластеро-	многоядерные фрагмспоры	
Алеврио-	терминальные хламидоспоры		Конидио-	митоспоры, продуцируемые специализированными (конидиогенными) структурами	син. — конидии
Ангио-	развивающиеся внутри спорангия		Леви-	гладкие	
Аннело-	развивающиеся на аннелидах	прим. к конидиям	Лейко-	белые	
Аннизо-	асимметричные		Макро-	крупные	
Апо-	многоядерные		Мега-	непропорционально крупные	
Артро-	происходящие путем фрагментации гифы	прим. к конидиям	Мелано-	темноокрашенные	
Аско-	развивающиеся в аске		Микро-	мелкие	см. пикноспоры
Базауксио-	развивающиеся одна на боковой стороне, вторая — в апикальной части спорогенной клетки	прим. к конидиям	Мито-	споры бесполого размножения; продукт митотических делений	см. конидии, хламидоспоры
Базидио-	развивающиеся на базидии		Монилио-	четкообразные	
Базипето-	созревающие на спороносе базипетально	прим. к конидиям	Муро-	с продольной и поперечной септацией	
Баллисто-	активно отбрасываемые		Нано-	непропорционально мелкие	
Гапло-	одиночные/гаплоидные		Нимбо-	с желатинизированной слоистой спородермой	
Гастеро-	хламидоспоры, развивающиеся в массе внутри мицелиальных структур типа <i>Psychogaster</i>		Оидио-	см. акроспоры	
Гелико-	спиральные		Пикно-	мелкие фиалоспоры, развивающиеся в пикнидах	см. сперматоспоры
Гиало-	бесцветные		Поро-	снабженные порой	
Глео-	с ослизняющей оболочкой				
Дидимо-	двуклеточные		Рамо-	разветвленные	
Диктио-	многоклеточные сарциноподобные				
Дипло-	двойные		Репето-	повторяющиеся,	

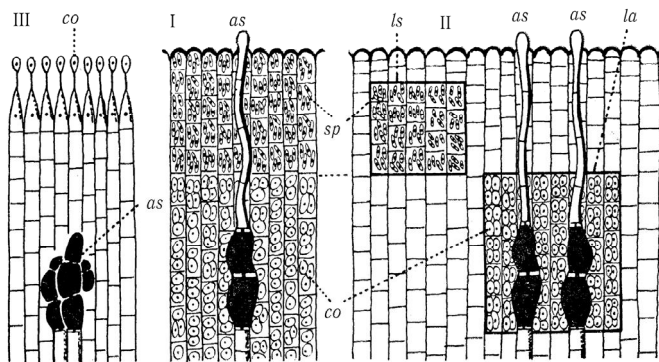
Т а б л и ц а 1
(Продолжение)

Родо-	розовые		Урединио-	летние споры ржавчинных грибов, развивающиеся в урединии	
Сатурнио-	с экваториальными хребтами		Утеро-	внутренние	
Селено-	месяцевидной формы		Фиало-	продуцируемые фиалидой	прим. к конидиям
Симподуло-	развивающиеся симподиально	прим. к конидиям	Фрагмо-	поперечно-септированные многоклеточные	
Сатурнио-	с экваториальными хребтами		Хламидо-	митоспоры, образующиеся путем утолщения стенок отдельных клеток или групп клеток вегетативных гиф	
Сироподо-	вздувающиеся по мере созревания базидиоспоры	прим. к конидиям	Цирцино-	крестовидные	
Сколеко-	червеобразно извитые		Экто-	экзогенные	
Спермато-	функционирующие как сперматий		Эндо-	развивающиеся внутри спораносца	
Спикуло-	возникающие из зауженной верхушки спорогенной гифы и имеющие клиновидную (шиповидную) форму		Эхино-	шиповатые	
Телейто-	обычно двухклеточные зимние споры ржавчинных грибов, прорастающие базидиями		Эцио-	развивающиеся в эцидии ржавчинных грибов	

ми аскогенными гифами, 4) получающимися в результате слияния дикарионов зигот (= проасков) и 5) вырастающих из зиготы и несущих мейотические тетрады асков. Генеративная сфера ржавчинных грибов представлена развивающимися в различных концептакулах проэциями и сперматангиями, а также образующимися в результате слияния дикарионов зиготами, морфологически выраженными чаще всего в виде телейтоспор, но в некоторых случаях (т. н. *endo-Uredinales*) — также в виде эциоспор. У большей части базидиомицетов генеративная сфера дифференцирована от вегетативной как палисадный слой проэцидий и несущих мейотические тетрады базидий. Следует отметить, что карิโอлогические состояния высших грибов менее жестко связаны с соответствующими морфологическими структурами. Среди высших грибов много апомиктов. Так, ряд высших базидиомицетов (некоторые виды родов *Typhula*, *Agaricus* и нек. др.), раз-

множаются дикарионтическими базидиоспорами, которые, прорастая, дают плодовые тела, минуя половой процесс.

Вообще, высшие грибы находятся на стадии угасания половой дифференциации. При этом на первый план выходит, сформировавшаяся еще, вероятно, до мейоза, способность к вегетативной гаплоидизации, которая заключается в утрате нестабильным анеуплоидным ядром избыточного хромосомного набора в ряду митотических делений (Райков, 1978; Серавин, Гудков, 1999; Леонтьев, Акулов, 2002а).



Илл. 22. Схема эволюции стром и генеративной сферы аскомицетов согласно Chadeaud (1953): I — гипотетическая исходная (флоридеоподобная) структура, характеризующаяся продукцией аскогенов (as), сперматиев (микроконидий — sp) и абортивных конидий (макроконидий — co), II — исходная структура, характерная для *Dothidea*, с развивающимися в аскогонияльных локулах (la) асконами и абортивными конидиями и в спермогонияльных локусах (ls) микроконидиями, III — наиболее приспособленная к сухопутным условиям структура, характерная для *Epichloë* и многих других строматических аскомицетов с развитием зиготы по соматогамному типу, редукцией спермогонияльных локусов и вынесением продуцирующих макроконидии клеток (фиалид) на поверхность стромы.

У потерявших телеоморфу аскомицетов именно таким путем происходит митотическая рекомбинация генетического материала. Высочайшее разнообразие видов и штаммов дейтеромицетов обусловлено способностью гетерокариона к стохастическому распаду на составные элементы и наличием гетерокарионов с автономными ядрами, собирающимися в нестойкие ассоциации (Рудаков, 1964). Их основной эволюционирующей структурой являются конидиенос-

цы. Изначально конидиогенные структуры дифференцировались в генеративной сфере телеоморфы (Chadefaud, 1965; Malloch, Cain, 1972; илл. 22) и у многих, сохраняющих телеоморфу, аскомицетов сумчатое и конидиальное спороношение развиваются в одной стро-ме или аскеме.

С другой стороны, конидиогенные структуры имеют собственные тенденции морфологической трансформации — главным образом, в сторону увеличения, а у синнематных форм — также «освобождения» рабочих поверхностей конидиеносцев путем дезинтеграции синнемат. Так, было показано, что *Tubercularia vulgaris* при определенных условиях может редуцироваться до *Acremonium*-подобного спороношения (Gams, 1995). Многим дейтеромицетам свойствен плеоморфизм. Как отмечает Д. К. Зеров (1972), «наличие разнообразных конидиальных спороношений у одного вида, несомненно, является приспособлением к изменчивым метеорологическим и климатическим условиям, определяющим развитие тех или иных конидиальных спороношений». В итоге можно сказать — утратившие половой процесс аскомицеты — процветающая группа высших грибов, опровергающая своим существованием представление о половом процессе как венце эволюции межгеномных отношений.

Резюмируя данный раздел, следует отметить, что явление половой дифференциации тесно связано с экоморфоциклом и имеет преимущественно экоморфологическое содержание. Пол — *совокупность морфофизиологических адаптаций, характеризующих внутривидовые стилморфы особей-гамонтофоров, приспособленных к разделению нуклео-цитоплазматических функций в условиях анизогамии*. Половая дифференциация связана с рекомбинацией лишь опосредованно, а *магистральная тенденция в эволюции высших грибов — утрата половой дифференциации с сохранением генетических механизмов эффективной рекомбинации и подавления избыточности мтДНК*. Наиболее универсальным механизмом рекомбинации ядерной ДНК высших грибов остается парасексуальный процесс, а его необходимым условием — гетерокариоз.

Глава 4

Морфология гиф. Гифальные системы³⁰

Исторический обзор. Концепция гифальной системы вошла в морфологию базидиомицетов благодаря работам Корнера (Corney, 1932a, b, 1950, 1953), изучавшего особенности гиф, слагающих плодовые тела трутовых и рогатиковых грибов. Этот термин обозначает характер дифференциации гиф базидиомы, определяющий его анатомические особенности и в конечном итоге макроскопические характеристики. Согласно Корнеру, в сложении плодовых тел трутовых грибов принимают участие три основных типа гиф. Первый (базовый) тип представляют генеративные гифы — филаменты с функционирующим протопластом, регулярными септами, характеризующиеся активным ростом, способностью к образованию анастомозов и базидий, регулярным ветвлением и неутолщенными стенками. Филаменты второго типа — скелетные гифы — представляют прекратившие рост дериваты генеративных («плазматических») гиф. Они характеризуются коллапсировавшим протопластом, отсутствием септ, слабым или отсутствующим ветвлением. По мнению Корнера, скелетные гифы могут образовываться только как специализированные апикальные производные генеративных гиф, приобретающие утолщенные оболочки и со временем теряющие плазматическое содержимое. В дальнейшем выяснилось, что скелетные гифы могут развиваться на основе генеративных гиф интеркалярно. Третий основной тип гиф представляют связывающие гифы — сильно разветвленные придатки скелетных гиф с узким просветом и обычно коллапсировавшим протопластом. В зависимости от присутствия в базидиоме описанных гифальных элементов различают три основных типа гифальных систем — мономитическую (в сложении базидиомы принимают участие только генеративные гифы), димитическую (помимо генеративных присутствуют также скелетные гифы) и тримитическую (присутствуют генеративные, скелетные и связывающие гифы). Димитическая и тримитическая гифальные системы определяют плотную, нередко пробково-деревянистую конси-

³⁰ Глава написана по частично опубликованным материалам работы, соавт. с В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой (Змитрович и др., 2009, 2010).

стенцию базидиом, а также их способность к длительной вегетации (Бондарцева, 1963).

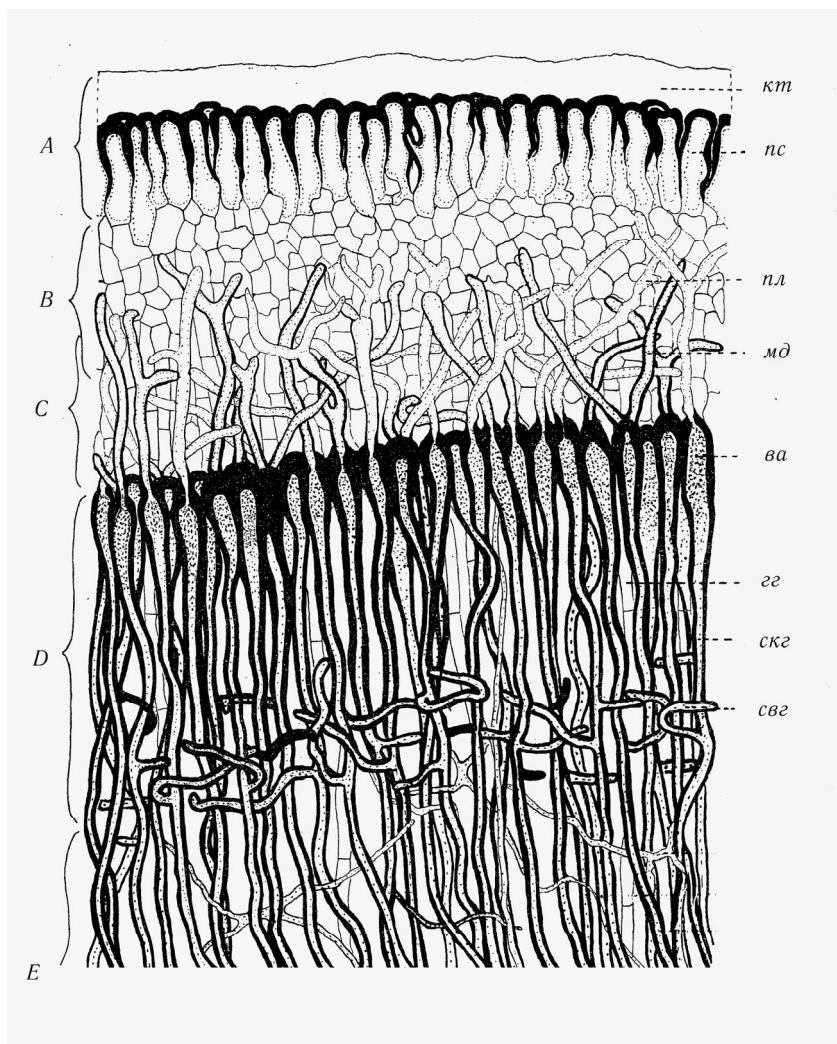
Концепция трех основных типов гифальных систем, выделенных Корнером, широко вошла в морфологию и таксономию базидиомицетов (Cunningham, 1946; Kotlaba, Pouzar, 1957; Бондарцева, 1963, 1998; Parmasto, 1968; Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994). С течением времени расширялся круг изучаемых грибов, а концепция Корнера дискутировалась, уточнялась и дополнялась. Рейхерт и Авизохар (Reichert, Avizohar, 1939; илл. 23) акцентируют внимание на дифференциацию «скелетной системы» *Ganoderma lucidum* на функционально различающиеся элементы. Пинто-Лопеш (Pinto-Lopes, 1952; илл. 24), противопоставляет классификации гифальных элементов Корнера свою собственную, в которой выделяет первичные (гаплоидные), вторичные (тонкостенные дикарионтические) и третичные (пигментированные и толстостенные дикарионтические) гифы.

Пуозар (Pouzar, 1966), считая, что скелетные и связывающие гифы являются морфологически и функционально сходными, объединил эти два типа гифальных элементов понятием «вегетативные гифы». Тейхейра (Teixeira, 1956, 1962) среди склерифицированных гиф базидиомицетов выделяет «шиловидные», «древовидные» и «змеевидные» гифы.

Донк (Donk, 1964) обращает внимание на то, что генеративные гифы также могут иметь значительно утолщенные стенки. Он предлагает термин «склерифицированные генеративные гифы» для обозначения их интеркалярных толстостенных участков. Следует отметить, что переходные феномены между основными типами гифальных систем обсуждал сам Корнер и даже ввел понятие «промежуточных гиф» («mediate hyphae» — Corner, 1932a), но подробного анализа этих феноменов в то время проведено не было.

В 1966 г. Корнер возвращается к теме гифальных систем в рамках морфолого-таксономической разработки группы кантареллоидных грибов (Corner, 1966a). В этой работе он вводит понятия саркодимитической и саркотримитической гифальных систем.

Для саркодимитической гифальной системы характерно, наряду с тонкостенными генеративными гифами, наличие склерифицированных генеративных гиф с сильно вздутыми веретеновидными клетками. Нередко эти гифы израстают узкими, толстостенными, разветвленными или сильно извилистыми отростками.



Илл. 23. Гифальная структура шляпки *Ganoderma lucidum* по Reichert, Avizohar (1939): *A* — палисадный слой (*кт* — кутикула, *пс* — поверхностная палисада); *B* — поверхностная плектенхима; *C* — слой ветвящихся плазматических (*пл*) и промежуточных (*мд*) ветвящихся гиф; *D* — темная линия (*ва* — вздутые апексы, *гг* — генеративные гифы, *скг* — скелетные гифы, *свг* — связывающие гифы).

Такую гифальную систему Корнер назвал саркотримитической. Элемент «сарко-» (от греч. *σαρκυξ* — мясо), призванный указать на более мягкую консистенцию базидиом, характеризующихся описанной структурой, нежели у настоящих ди- и тримитиков, до определенной степени скрыл *терминологическую непоследовательность* Корнера, распространившего понятие димитизма и тримитизма (пусть и с поправкой «сарко-») на грибы, не имеющие настоящих скелетных гиф.

Промежуточный итог исследованиям 1950–60-х гг. в области гифальной морфологии был подведен Пармасто (1970), создавшим первую дробную классификацию гифальных систем базидиомицетов с учетом как значительной дифференциации генеративных гиф, например, у кортициоидных грибов (более подробно такого рода дифференциация освещена в работе Ленца — Lentz, 1971), так и присутствия в траме гименохетовых грибов специализированных склерифицированных элементов — щетинок, псевдощетинок, астерощетинок (табл. 2). Из контекста этой в целом стройной системы резко выпадают саркодимитическая и саркотримитическая системы Корнера.

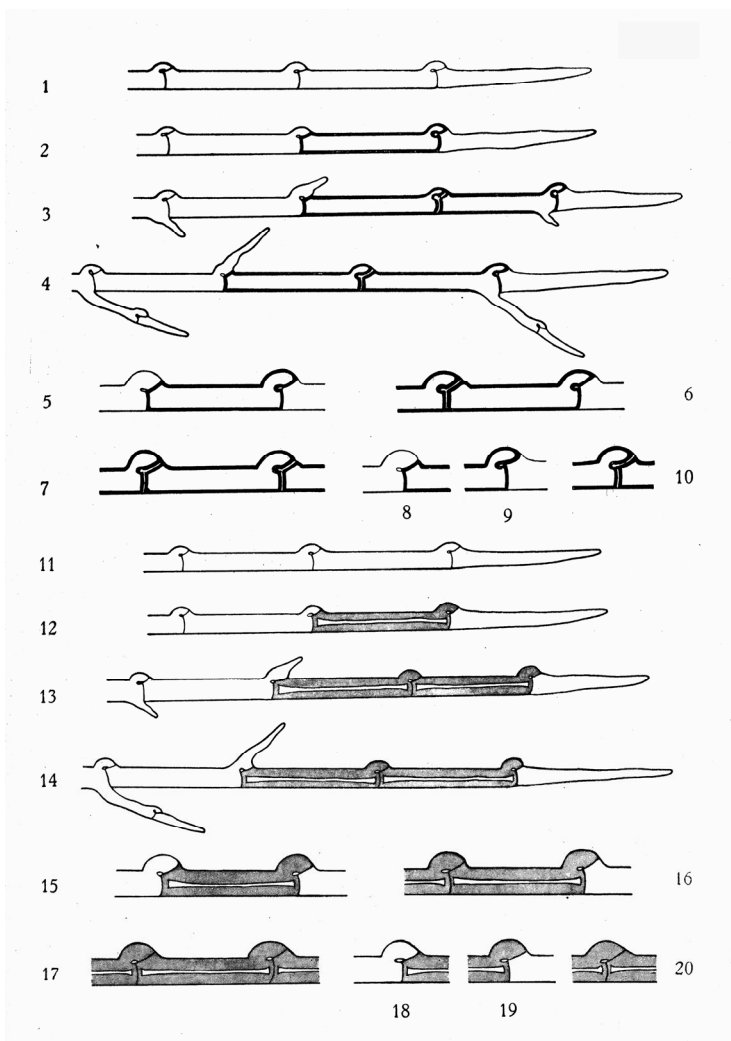
Вместе с тем, два последних типа гифальных систем (саркоди- и саркотримитическая) привлекают естественное внимание со стороны агарикологов. Следует отметить, что долгое время особенности гифальной структуры агарикоидных базидиом не были предметом систематического изучения. Поэтому, несмотря на игнорирование таксономистами расширительно толкуемого Корнером, и в таком виде явно искусственного рода *Trogia*, многие специалисты признали важность выделения этого специфического типа организации агарикоидных базидиом; саркодимитизм становится предметом обсуждения ведущими таксономистами и морфологами грибов (Donk, 1971; Lentz, 1971; Reid, 1967). Вместе с тем, на обсуждаемые феномены обращали внимание некоторые специалисты еще до классификации Корнера. Зингер (Singer, 1951) был первым, кто обратил внимание на специфическую структуру ткани базидиом у описанного им тропического рода *Gerronema*, характеризующегося «наличием вздутых элементов в пластинках и таких же вздутых, но еще и с утолщенными стенками, в мякоти». Вслед за ним Котлаба и Поузар (Kotlaba, Pouzar, 1972), используя признак наличия гиф, сложенных вздутыми клетками с утолщенными стенками, выделили род *Megacollybia*, а Бигелоу (Bigelow, 1973) показал, что этот признак характерен также для рода *Clitocybula*. В дальнейшем все большее число агарикологов обращалось к концепции гифальных

систем при изучении (в основном трихоломатоидных) таксонов (Boekhout, Bas, 1986; Knecht, 1967; Redhead, 1984, 1987).

Хотя, вследствие отсутствия специальной классификации и слабой разработки данного вопроса, все многообразие гифальных систем агарикоидных грибов формально сводилось лишь к двум типам — мономитическому и саркодимитическому, — ряд исследователей обращал внимание на их многочисленные модификации, отличающиеся от исходного описания Корнера. Так, Басом (Bas, 1969) были открыты «терминальные клетки давления» («pressure cells») у родов *Pluteus* и *Amanita* — удлинённые и вздутые элементы, формирующие вместе с генеративными гифами гетерогенную ткань, отличающуюся от саркодимитической. Кюннер (Kühner, 1980) считал терминологию Корнера неподходящей для описания гифальной системы, в которой клетки отличаются лишь по диаметру. Исследуя такого рода системы у *Hygrocybe ovina* и *Humidicutis marginata*, он использовал понятия «основных тканей» («fondamentales») и «связывающих тканей» («connectives»), предложенные в свое время Файо (Fayod, 1889).

Наиболее остро вопрос о ревизии гифальной терминологии в отношении именно агарикоидных грибов встал при обобщении накопившегося нового материала, которое было сделано С. Редхедом в его развернутой работе, посвященной грибам семейства *Xerulaceae* (Redhead, 1987). В результате собственных исследований он выявляет 16 родов, характеризующихся саркодимитической и производной от нее саркотримитической гифальными системами; все эти роды он относит к семейству *Xerulaceae*. В пределах саркоди(три)митической гифальной системы Редхед описывает многочисленные примеры вариаций в морфологии вздутых гиф, их топологии и способах сочетания с обычными генеративными гифами в пределах одной базидиомы или у разных видов одного рода. Отмечая новые морфологические феномены, он все же не ставит своей задачей разработку терминологических вопросов. И в дальнейшем эта задача в морфологии агарикоидных базидиомицетов продолжает оставаться актуальной.

Параллельно продолжают исследования гифальных систем трутовых грибов. М. А. Бондарцева (1972), а также Кеннеди и Ларкейд (Kennedy, Larcade, 1971) обращают внимание на преобладание в зрелых базидиомах *Bjerkandera adusta* толстостенных септированных гиф с пряжками. Гифальная система этого трутовика, также как и некоторых других афиллофоровых грибов



Илл. 24. Дифференция «третичного мицелия» по Pinto-Lopes (1952): 1 — гифа «вторичного мицелия» с 3-мя пряжками, 2 — вторичное утолщение оболочки клетки, 3–20 — интеркалярная дифференция групп клеток со вторично утолщенными оболочками, 11–20 — аспекты дифференции «третичного мицелия».

Таблица 2

Классификация гифальных систем Э. Пармасто (1970)

Тип гифальной системы	Подтип	Описание
1.Мономитическая	Голомономитическая	все гифы более или менее одинаковые: <i>Paullicorticium</i> , <i>Trechispora</i>
	Субмономитическая	субикулярные и субгимениальные гифы отличаются шириной, толщиной стенок, наличием пряжек или другими признаками: <i>Botryobasidium</i> , <i>Athelia</i> , <i>Phanerochaete</i>
	Псевдодимитическая	имеются типичные генеративные и псевдоскелетные (толстостенные, но имеющие перегородки) гифы: <i>Gloiodon</i> , <i>Phellinus</i> gr. p.
2. Димитическая	Скелетодимитическая	имеются генеративные и «типичные» скелетные гифы: <i>Fibrodonia</i> , <i>Steccherinum</i>
	Саркодимитическая	имеются генеративные и вздутые толстостенные гифы: <i>Trogia</i>
	Диходимитическая	имеются генеративные гифы и дихогифы: <i>Vararia</i>
	Астеродимитическая	имеются генеративные гифы и астерошетинки (астерогифиды): <i>Asterostroma</i>
	Димитическая со связывающими гифами	имеются генеративные и связывающие гифы: <i>Laetiporus</i>
	Щетинкодимитическая	имеются генеративные и щетинковидные гифы, либо их гомологи — щетинки: виды <i>Hymenochaetaceae</i>
	Псевдотримитическая	имеются генеративные, псевдоскелетные и щетинковидные гифы: <i>Phellinus</i> gr. p.
3. Тримитическая	Тримитическая со связывающими гифами	имеются генеративные, скелетные и связывающие гифы: <i>Laricifomes</i> , <i>Fomes</i> , <i>Trametes</i>
	Саркотримитическая	имеются генеративные, вздутые толстостенные и связывающие гифы: <i>Trogia</i>
	Щетинкотримитическая	имеются генеративные, скелетные и щетинковидные гифы (щетинки): <i>Hymenochaete</i> gr. p., <i>Phellinus</i> gr. p.
	Астеротримитическая	имеются генеративные гифы, скелетные гифы и астерошетинки: <i>Asterodon</i>

(например, из родов *Oxyporus*, *Schizophyllum*, *Stereum*) получает название псевдодимитической. С другой стороны, Дутта и Рой (Dutta, Roy, 1985), изучившие вслед за Корнером гифальную дифференциацию «классического» тримитика *Microporus xanthopus*, показали, что основную роль в сложении его базидиомы играют толстостенные генеративные гифы, а настоящие скелетные гифы редки и просматриваются не всегда четко.

Для гифальной системы, характеризующейся наличием генеративных и связывающих гиф, Крайзель предложил название а м - фимитической (Kreisel, 1960, 1969). В 1980-е гг. Корнер (Corner, 1981, 1983, 1984) продолжает исследование плевротоидных и трутовых грибов и приходит к выводу, что гифальные элементы представителей родов *Polyporus*, *Lentinus* или *Ganoderma*, интерпретировавшиеся в прежних исследованиях как связывающие, представляют собой регулярно ветвящиеся скелетные гифы; он вводит понятия «скелетно-связывающие клетки» и «скелетно-связывающие гифы», которые в дальнейшем получают некоторое распространение (Pegler, 1983; Pegler, Young, 1983). В этом же цикле работ Корнер показывает, что саркодимитизм характерен также для некоторых трутовых грибов, например, *Meripilus*, а вздутые фрагменты настоящих скелетных гиф очень характерны для мяскомясистых тропических представителей рода *Ganoderma*.

Последние обобщения в области гифальной морфологии базидиальных грибов принадлежат Клеменсону (Clémentson, 2004). Этот исследователь выделяет 5 направлений, по которым происходит дифференциация гиф базидиомы — 1) склерификация, 2) отложение запасных питательных веществ, 3) тургорное вздутие клеток, 4) желатинизация и 5) эндосекреция, — из которых с конструктивными особенностями базидиом непосредственно связаны только склерификация и вздутие клеток. Все типы гиф, характеризующиеся утолщенными стенками, Клеменсон именует склерогифами. К склерогифам по Клеменсону относятся волокновидные (= скелетные), связывающие, и поддерживающие (= псевдоскелетные) гифы. Гифы со вздутыми сегментами Клеменсон именует физалогифами. На основе своих весьма логичных заключений Клеменсон модернизирует классификацию гифальных систем (табл. 3).

Основным дискуссионным моментом данной классификации по-прежнему остается рассмотрение саркодимитической гифальной системы в качестве разновидности димитической и аналогичное соотношение между саркотримитической и тримитической гифальными системами.

Попытка учета ряда промежуточных феноменов гифальной морфологии предпринимается в классификации С. П. Вассера и соавт. (табл. 4), которая представляет модернизированную и *Ganoderma*-центрированную систему Клеменсона.

Классификация гифальных систем Х. Клеменсона (Cléménçon, 2004)

ТИПЫ и подтипы гифальных систем	Типы гиф, присутствующих в базидиоме						Автор термина
	1	2	3	4	5	6	
1. МОНОМИТИЧЕСКАЯ							Corner (1953)
Голомономитическая	+						Пармасто (1970)
2. ДИМИТИЧЕСКАЯ							Corner (1953)
Скелетодимитическая	+	+					Пармасто (1970)
Амфимитическая	+		+				Kreisel (1960)
Саркодимитическая	+				+		Corner (1966)
Псевдодимитическая	+			+			Пармасто (1970)
Глеодимитическая	+					+	Cléménçon (1997)
3. ТРИМИТИЧЕСКАЯ							Corner (1953)
Скелетотримитическая	+	+	+				Cléménçon (1997)
Псевдотримитическая	+	+		+			Пармасто (1970)
Саркотримитическая	+			+	+		Corner (1966)
Глеотримитическая	+	+				+	Cléménçon (1997)

Примечание: 1 — генеративные гифы, 2 — скелетные гифы, 3 — связывающие гифы, 4 — псевдоскелетные гифы, 5 — склерифицированные физалогифы, 6 — глеоплородные гифы.

В дальнейшем (Змитрович и др., 2009, 2010) были изучены представители родов *Bjerkandera*, *Dichomitus*, *Gloeophyllum*, *Gri-fola*, *Irpex*, *Laetiporus*, *Lentinus*, *Meripilus*, *Panus*, *Phyllotopsis* и *Polyporus*, а также агарикоидных родов *Collybia*, *Dermoloma*, *Flammulina*, *Hydropus*, *Marasmius*, *Megacollybia*, *Ossicaulis*, *Pleurotus*, *Sarcomyxa*, *Schizophyllum* и *Xerula*. Таким образом, углубленному изучению был подвергнут как ряд «классических», исследовавшихся Корнером и Редхедом объектов, так и ряд таксонов, не изучавшихся или плохо изученных в плане дифференциации гифальной структуры (*Dermoloma*, *Gloeophyllum*, *Hydropus*, *Ossicaulis*, *Phyllotopsis*, *Sarcomyxa*, *Schizophyllum*).

В анализ были вовлечены только гифальные элементы, имеющие отношение к конструкционным особенностям базидиомы, т. е. склерогифы и физалогифы. При установлении типа гифальной системы из рассмотрения были исключены глиоформная система базидиомы, не имеющая непосредственного отношения к ее конст-

рукционным особенностям, а также присутствующая у полипоро

Таблица 4

**Классификация гифальных систем С. П. Вассера и соавторов
(Wasser et al., 2006)**

Типы и подтипы гифальных систем	Особенности гифальной структуры	Отдельные примеры
1. Мономитическая	присутствуют только генеративные гифы, характеризующиеся слабой морфологической дифференциацией	<i>Sistotrema, Athelia, Leptosporomyces</i>
2. Псевдодимитическая — склеропсевдодимитическая — глеопсевдодимитическая	присутствуют генеративные и псевдоскелетные гифы генеративные и псевдоскелетные гифы без маслянистого содержимого псевдоскелетные гифы с маслянистым содержимым	<i>Schizophyllum, Oxyporus, Inonotus, Stereum</i>
3. Димитическая — эвдимитическая — диходимитическая — сетодимитическая — глеодимитическая	присутствуют генеративные и скелетные гифы скелетные гифы неразветвленные скелетные гифы ± дихотомически-ветвящиеся скелетные гифы с окончаниями, распознаваемыми как траматические сетки (астеросеты) некоторые генеративные гифы с маслянистым содержимым	<i>Phellinus, Skeletocutis, Dichostereum, Vararia, Phellinidium, Asterodon, Fibricium, Stecchericium</i>
4. Саркодимитическая — эвсаркодимитическая — дихосаркодимитическая	скелетные гифы с регулярными вздутиями скелетные гифы большей частью неразветвленные скелетные гифы дихотомически-ветвящиеся	<i>Irpex, Dichomitus, Polyporus</i>
5. Саркопсевдодимитическая (= саркодимитическая sensu Corner)	присутствуют генеративные гифы и склерифицированные физалогифы — иногда с пролиферациями в виде связывающих гиф	<i>Trogia, Bjerkandera</i>
6. Тримитическая	имеются генеративные, волокновидные скелетные и связывающие гифы	<i>Ganoderma subgen. Elfvingia, Fomes, Trameles</i>
7. Саркотримитическая — эвсаркотримитическая — дихосаркотримитическая — глеосаркотримитическая	имеются генеративные, вздутые скелетные и связывающие гифы скелетные гифы большей частью неразветвленные скелетные гифы дихотомически-ветвящиеся ряд генеративных гиф с маслянистым содержимым	<i>Antrodiella, Ganoderma subgen. Ganoderma, Antrodiella</i>
8. Тетрамитическая	присутствуют генеративные, псевдоскелетные, скелетные (обычно разветвленные) и связывающие гифы	<i>Microporus, Antrodiella, Coriolus</i>

вых грибов, хотя и менее изученная в этой группе, система сет и псевдосет, являющихся апикальными дериватами склерифицированных гифальных элементов.

Изучение системы склерифицированных гиф полипоровых грибов велось с использованием 1) живого материала; 2) высушенного материала и 3) фиксированного в формалине материала (Corney, 1984; Redhead, 1987). Анатомировались зрелые, заканчивающие свое развитие базидиомы; отдельно анализировались гифальная структура ножки (или основания базидиомы) и гифальная структура более молодой части базидиомы — медуллярной зоны в области края шляпки. Такая методика позволила оценить масштаб промежуточных состояний гифальной дифференциации и более конкретно представлять гифальную систему таксона.

Терминологическая ревизия. Необходимым условием адекватной классификации гифальных систем является уточнение терминологии, описывающей дифференциацию гиф базидиомы. Автором монографии совместно с В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой (2009, 2010) была проведена ревизия терминологии, накопившейся в описательной морфологии гиф, представленная и в настоящей работе.

1. Генеративные гифы (Бондарцева, 1961 : Corney, 1932a: «generative hyphae») — тотипотентные гифы, экстенсивно нарастающие из зоны субстратного мицелия и формирующие генеративную сферу базидиомы; характеризуются активным ростом и ветвлением, наличием живого протопласта и тонкими, либо слегка утолщенными стенками (в последнем случае ширина просвета l больше суммарной толщины стенок w : $l > 2w$, а внутренний контур стенки повторяет очертания наружного контура), регулярно встречающимися пряжками, а у видов без пряжек — регулярно встречающимися септами и способностью к образованию анастомозов. В базидиомах на основе генеративных возникают все типы склерифицированных гиф; в пределах мономитической гифальной системы может наблюдаться зачаточная дифференциация генеративных гиф — как по диаметру (*Botryobasidium*, *Fibulomyces* и др.), так и по наличию регулярно встречающихся вздутых клеток (физалогифы — *Collybia*, *Grifolia*), либо ампуловидно вздутых сегментов (*Sistotrema*, *Trechispora*).

Синонимы. Для придаточных генеративных гиф, отличающихся от осевых по диаметру, длине и направленности роста было введено несколько терминов, имеющих очень ограниченное распространение в морфологии: соединяющие гифы — «connecting hyphae» (Maas Geesteranus, 1963) = мостковые гифы — «bridge hyphae» (Teixeira, 1960) = усиковидные гифы — «tendrils hyphae»

(Bulter, 1958) = переплетающие латерали — «interweaving laterals» (Corner, 1950).

Примечание. Идентификация генеративных гиф не представляет существенных проблем. У трутовых грибов с дифференцированными склерогифами генеративные гифы можно обнаружить в живых и свежесобранных базидиомах: при высушивании их протопласт коллапсирует, а стенки спадаются (см. М. А. Бондарцева, 1998, рис. 12). В качестве модифицированных генеративных гиф следует рассматривать также млечные гифы («laticiferous hyphae» — Heim, 1931), проводящие гифы («conducting hyphae» — Talbot, 1954) и глеоплероидные гифы («gleoplerous hyphae» — Donk, 1967).

2. Псевдоскелетные гифы (Пармасто, 1970) — гифы воздушного мицелия, происходящие из генеративных гиф путем утолщения их оболочек и выполняющие в базидиомах скелетные функции; характеризуются активным или умеренным ветвлением (рост происходит за счет их апикальных участков — т. е. генеративных гиф), наличием живого протопласта, значительно утолщенными стенками ($l \leq 2w$)³¹ и обычно неправильными очертаниями внутреннего контура, регулярно встречающимися пряжками или септами. Псевдоскелетные гифы могут быть изодиаметрическими или состоять из вздутых клеток (физиалогифы — *Trogia*, *Ossicaulis*), либо иметь нерегулярно вздутые сегменты (*Meripilus*, *Panus*, *Bjerkandera*). В базидиомах ряда полипоровых грибов на основе псевдоскелетных могут дифференцироваться скелетные и связывающие гифы.

Синонимы: промежуточные гифы — «mediate hyphae» (Corner, 1932a) = плазматические гифы — «plasmatic hyphae» (ibid.) = третичные гифы — «hifa terciária» (Pinto-Lopes, 1952 p. p.) = склерифицированные генеративные гифы — «sclerified generative hyphae» (Donk, 1964) = псевдошетиновидные гифы (Пармасто, 1970) = толстостенные генеративные гифы — «thick-walled generative hyphae» (Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994) = саркоскелетали — sic! — «sarcoskeletal» (Redhead, 1987) = толстостенные гифы — «thick-walled hyphae» (Stalpers, 1988) = поддерживающие гифы — «supporting hyphae» (Cléménçon, 2004).

Примечание. В ряде случаев псевдоскелетные гифы связаны переходами со скелетными: после пряжки или между пряжками могут наблюдаться лишенные протопласта и перегородок

³¹ Измерение производится на невздутых участках гифы.

сегменты гиф. В проблематичных случаях помогает толуидиновый синий краситель, помогающий выявить протопласт гифы и его структуры.

3. Скелетные гифы (Бондарцева, 1961 : Corner, 1932a: «skeletal hyphae») — гифы воздушного мицелия, происходящие из псевдоскелетных гиф за счет отмирания протопласта и деградации всех или части «придаточных» ветвей меньшего диаметра; характеризуются умеренным или отсутствующим ветвлением (в первом случае всегда четко прослеживается главная ось), с коллапсировавшими септами, пряжками и латеральными анастомозами, нередко извилистыми очертаниями, маркирующими прежнее ветвление гиф-предшественников, коллапсировавшим протопластом (пустое пространство между стенками скелетных гиф именуется просветом — «lumen»). Скелетные гифы могут быть изодиаметрическими или иметь регулярно (*Ganoderma*, *Polyporus*, *Lentinus*), либо нерегулярно вздутые участки (*Irpex*, *Diplomitoporus*, *Antrodia*).

Синонимы: волоковидные гифы — «Faserhyphen» (Falck, 1912); «fibre hyphae» (Moore, 1998) = склеренхимоидальные гифы (Ячевский, 1933) = арбориформные гифы — «arboriform skeletal-like hyphae» (Teixeira, 1956) = скелетные гифы *Bovista*-типа — «skeletal hyphae of *Bovista*-type» (Cunningham, 1963) = вегетативные гифы — «vegetative hyphae» (Pouzar, 1966 г. г.) = щетинковидные гифы (Пармасто, 1970): специализированный вариант скелетных гиф, характерный только для представителей порядка *Hymenochaetales* = дигогифы (Пармасто, 1970) = скелетно-связывающие гифы «skeleto-ligative hyphae» (Pegler, 1983) = скелетно-связывающие клетки — «skeleto-binding cells» (Corner, 1984) = скелетно-связывающие гифы — «skeleto-binding hyphae» (Thorn, 2000).

Примечание. Утолщенные стенки, коллапсировавший протопласт и выраженная главная ось являются наиболее существенными диагностическими признаками скелетных гиф. Наибольшее разногласие всегда вызывали разветвленные скелетные (= скелетно-связывающие) гифы, которые ряд авторов интерпретировал в качестве связывающих (Kreisel, 1960; Reid, 1965). Достаточно четко сформулированным критерием отличия скелетных гиф от связывающих является наличие у данного гифального элемента выраженной главной оси (Zmitrovich et al., 2006). Следует, однако, отметить, что в ряде случаев между скелетно-связывающими и связывающими гифами имеются градуальные переходы; обычно они наблюдаются в районе терминальных ветвлений скелетных

гиф. Например, *Dichomitus*-подобные скелетно-связывающие гифы трутовика *Fomes fomentarius* вблизи фертильных и стерильных поверхностей базидиомы более интенсивно ветвятся и заканчиваются обильными связывающими гифами. Более редкий феномен выявлен нами у *Polyporus arcularius* — часть элементов, имеющих облик скелетно-связывающих гиф, характеризовалась наличием протопласта и септами, т. е. в зрелых базидиомах этого трутовика сохраняются гнезда псевдоскелеталей — предшественников скелетно-связывающих гиф.

Толщина стенок скелетных гиф может быть различной. У представителей *Ganoderma* и многих представителей *Perenniporia* даже на невздутых участках ширина просвета несколько превышает суммарную ширину стенок (Spirin et al., 2005; Wasser et al., 2006). Однако, у ряда видов, например, из рода *Antrodiella*, скелетные гифы имеют очень узкий — капиллярный просвет («capillary lumen» — Miettinen et al., 2006); если просвет очень трудно заметить, то гифы именуют сплошными — «solid» (Overholts, 1929; Бондарцев, 1953) или почти сплошными — «nearly solid» (например, Thorn, 2000). Соотношение толщины и плотности наружного — богатого гидрофобным материалом, свободного глюканового и фибриллярного слоев гифальной стенки остается стабильным в дифференцировавшихся скелетных гифах и является хорошим таксономическим признаком. Стенки скелетных гиф с сильно развитым слоем свободных глюканов в растворах щелочей набухают (*Trametes* s. str., *Amyloporia*, *Skeletocutis*) или начинают растворяться (*Cinereomyces*); у ряда трутовиков свободные глюканы стенки образуют соединения включения с йодом, демонстрируя амилоидную (*Amyloporia*, *Cinereomyces*, *Perenniporia narymica*, *Antrodiella faginea* и др.) или декстриноидную (*Pachykytospora tuberculosum*, *Perenniporia fraxinea*, *P. valliculorum*, и др.) реакции.

4. Связывающие гифы (Бондарцева, 1961 : Corner, 1932a: «binding hyphae») — сильно разветвленные (до степени, когда не просматривается главная ось) придатки псевдоскелетных или скелетных гиф с коллапсировавшими септами, пряжками и протопластом, и обычно с узким³² просветом ($l < 2w$); наибольшего развития получают вблизи стерильных и фертильных поверхностей базидиомы. Обычно эти гифы характеризуются изодиаметрически-

³² Исключение составляют связывающие и связывающеподобные гифы *Laetiporus* и *Marasmius*, характеризующиеся довольно широким просветом.

ми участками; филаменты последних порядков ветвления характеризуются меньшим диаметром.

Синонимы: промежуточные гифы — «mediate hyphae» (sensu Reichert, Avizohar, 1939) = объединяющие гифы — «ligative hyphae» (Pouzar, 1966) = вегетативные гифы — «vegetative hyphae» (Pouzar, 1966 p. p.) = гифы-«олени рога» — «staghorn hyphae» (Adaskaveg, Gilbertson, 1986): гифы, наблюдающиеся на вегетативном мицелии представителей рода *Ganoderma*.

Примечание. Отсутствие главной оси и терминальное положение на скелетных или псевдоскелетных гифах являются существенными особенностями связывающих гиф. Главной проблемой является дифференциация связывающих и скелетных гиф. Однако, существует также ряд трудностей в различении связывающих и генеративных, либо псевдоскелетных гиф. Соединяющие гифы (см. синонимы в разделе «Генеративные гифы») отличаются от связывающих тонкими стенками и живым протопластом. В большинстве случаев они являются не предшественниками связывающих, а их аналогами в мономитических базидиомах. Однако, в случае *Laetiporus sulphureus*, соединяющие гифы могут давать начало специфическим связывающим гифам этого трутовика. Псевдоскелетные гифы — предшественники связывающих гиф отмечались Корнером (Corner, 1966) у саркотримитика *Trogia*: «these narrow, thick-walled hyphae simulate binding hyphae of the trimitic polypores, but they are septate as the generative hyphae» («эти узкие, толстостенные гифы имитируют связывающие гифы тримитических трутовиков, но они являются септированными, подобно генеративным гифам»). В ножке *Marasmius scorodoni* мы также наблюдали связывающе-подобные протуберанцы на псевдоскелетных гифах, имеющие базальную пряжку. Однако, развитая саркотримитическая структура характеризуется вполне дифференцированными — лишенными протопласта и септ — связывающими гифами.

Анализ распределения вегетативных гиф в плодовых телах.

Проведенный анализ гифальной структуры базидиом показал, что вышеописанные типы вегетативных гиф встречаются у разных представителей в различных сочетаниях и соотношениях (табл. 5).

1. Мономитическая гифальная система характеризуется наличием в зрелых базидиомах только генеративных гиф. В пределах этого типа гифальной системы можно выделить 2 подтипа:

Т а б л и ц а 5

**Типы гифальных систем базидиом,
принимаемые в настоящей работе**

Тип гифальной системы	Разновидности гиф, присутствующих в базидиоме				Автор термина
	1	2	3	4	
1. Мономитическая	+				Corner (1932a)
2. Псевдодимитическая	+	+			Пармасто (1970) как подтип мономитической; Змитрович и др. (2004) как самостоятельный тип
3. Субдимитическая	+	+	+		Zmitrovich et al. (2006)
4. Димитическая	+		+		Corner (1932a)
5. Амфимитическая	+			+	Kreisel (1960)
6. Субтримитическая	+	+	+	+	ориг.
7. Тримитическая	+		+	+	Corner (1932a)

Примечание: 1 — генеративные, 2 — псевдоскелетные, 3 — скелетные, 4 — связывающие.

1) **изономомитическая** — с однородными гифами, и

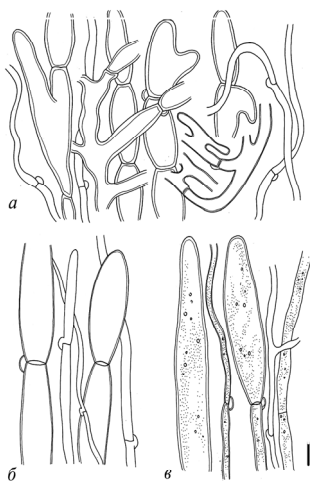
2) **анизономомитическая** — с дифференцированными по диаметру гифами; в зависимости от наличия у гиф вздутых клеток или сегментов (физалоидов), можно выделить 3 основные модификации этого подтипа:

- фиброидная (гифы без вздутий);
- локулифизалоидная (часть гиф с нерегулярными ампуло-видными вздутиями);
- полифизалоидная (часть гиф сложена регулярно вздутыми клетками).

Примеры. Особый интерес представляют грибы со сложно дифференцированной гифальной системой, к которой относится анизономомитическая полифизалоидная.

Collybia fusipes (илл. 25a). — Гифы заметно дифференцированы по диаметру и представлены немногочисленными узкими гифами (до 7 мкм шир.) с невздутыми сегментами, имеющими регулярные пряжки, и практически неветвящимися, а также более многочисленными широкими гифами (до 30 мкм шир.) с регулярно

вздутыми клетками, имеющими заметно утолщенные стенки. Толстостенные вздутые клетки иногда несут апикальные бифуркации или латеральные отростки, что является уникальным феноменом; основное направление роста физалогиф — параллельно оси ножки и далее по радиусам в направлении роста шляпки. По морфологии физалоидных элементов этот тип гифальной системы является переходным к псевдодимитическому (саркодимитическому Корнера).

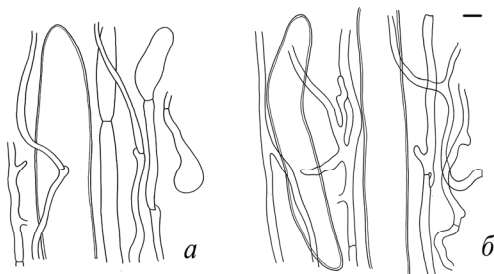


Илл. 25: *a* — *Collybia fusipes*, ветвящиеся физалогифы и неветвящиеся волокновидные гифы; *b* — *Dermoloma cuneifolium*, физалогифы и волокновидные гифы; *в* — *Flammulina velutipes*, толстостенные физалогифы; толстостенные и тонкостенные генеративные гифы. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Dermoloma cuneifolium (илл. 25б). — Гифы слабо ветвящиеся, сильно дифференцированы по диаметру и представлены 1) узкими (до 4 мкм шир.) тонкостенными переплетающимися и имеющими пряжки гифами, ориентированными более или менее параллельно поверхности ножки, 2) тонкостенными с многочисленными пряжками гифами среднего диаметра (до 7,5 мкм шир.), расположенными плотными тяжами вдоль главной оси, а также 3) широкими (до 27 мкм шир.) гифами с пряжками, сложенными регулярно вздутыми клетками со слегка утолщенными стенками, расположенными по всей толще мякоти параллельно оси ножки и далее по радиусам в направлении роста шляпки. По морфологии физалоидных элементов этот тип гифальной системы является переходным к псевдодимитическому (саркодимитическому Корнера).

Flammulina velutipes (илл. 25в). — Гифы значительно дифференцированы по диаметру и представлены 1) тонкостенными, невздутыми, регулярно ветвящимися гифами 3–5(6) мкм в диам., с регулярными пряжками, 2) слегка толстостенными невздутыми, слабоветвящимися и длинноклеточными гифами 3–7 мкм в диам. и 3) физалогифами (преимущественно терминальными) до 17 мкм

шир. с утолщенными стенками и без видимых пролифераций. Основное направление физалогиф — параллельно оси ножки и далее по радиусам в направлении роста шляпки. По морфологии физалоидных элементов этот тип гифальной системы является переходным к псевдодимитическому (саркодимитическому Корнера).

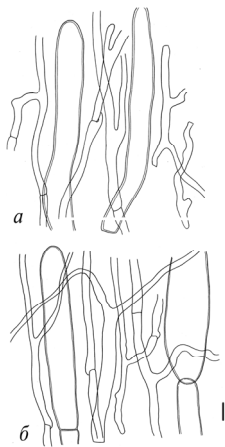


Илл. 26: а — *Hydropus floccipes*, физалогифы и волокновидные гифы в ножке с каулоцистидами; б — *Megacollybia platyphylla*, физалогифы и генеративные соединяющие гифы ножки. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Hydropus floccipes (илл. 26а). — Гифы сильно дифференцированы по диаметру и представлены узкими (3–6 мкм шир.) тонкостенными умеренно ветвящимися переплетающимися гифами, имеющими пряжки, ориентированными более или менее параллельно поверхности ножки и формирующими плотный поверхностный слой, где некоторые из них заканчиваются каулоцистидами 10–30 × 3–10 мкм; тонкостенными, имеющими нерегулярные пряжки гифами среднего диаметра (до 7 мкм шир.), хаотично расположенными вдоль оси ножки, а также широкими (до 35 мкм шир.) гифами с редкими пряжками, сложенными регулярно вздутыми клетками (физалоидами) тонкостенными, либо с утолщенными стенками (до 3 мкм толщ.), расположенными в центральной части мякоти ножки параллельно ее поверхности и далее по радиусам в направлении роста шляпки. Как и предыдущий тип гифальной системы, это — переходный вариант к псевдодимитической структуре.

Megacollybia platyphylla (илл. 26б). — Гифы значительно дифференцированы по диаметру и представлены узкими (до 8–10 мкм шир.) с нерегулярными пряжками, тонкостенными сильно ветвящимися (с сохранением главной оси) переплетающимися и анастомозирующими элементами, ориентированными более или менее параллельно поверхности ножки; и широкими (до 42 мкм шир.) с очень редкими пряжками, элементами, сложенными регулярно вздутыми клетками (физалоидами) с утолщенными стенками (до 2.7 мкм толщ.), расположенными достаточно плотно по всей толще

мякоти ножки параллельно ее поверхности и уходящими по радиусам в мякоть шляпки. Редхед (Redhead, 1987), изучив данный вид, назвал его гифальную систему в ножке истинно саркодимитической в понимании Корнера. На наш взгляд, это еще один переходный феномен.



Илл. 27: а — *Xerula pudens*, физалогифы и соединяющие генеративные гифы в ткани ножки; б — *X. radicata*, физалогифы и соединяющие генеративные гифы в ткани ножки. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

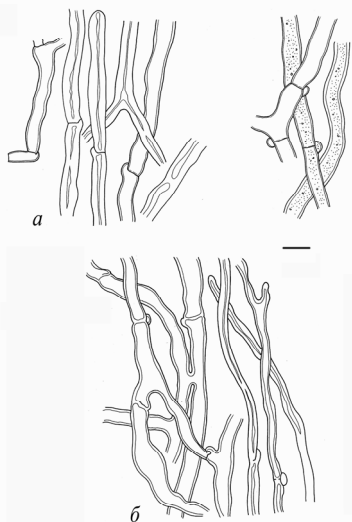
Xerula pudens (илл. 27а). —

Гифы значительно дифференцированы по диаметру и представлены варьирующими по ширине, достаточно узкими (6,5–8 мкм шир.) тонкостенными сильно ветвящимися (с сохранением главной оси) переплетающимися и анастомозирующими, несущими нерегулярные пряжки гифами, ориентированными более или менее параллельно поверхности ножки; а также широкими (19–25 мкм шир.), имеющими очень редкие пряжки элементами, сложенными регулярно вздутыми клетками с утолщенными (до 2,5 мкм толщ.), преломляющими свет стенками, расположенными достаточно плотно по всей толще мякоти ножки и шляпки параллельно поверхности, и оплетаемые тонкими гифами.

X. radicata (илл. 27б). — Гифы сильно дифференцированы по диаметру и представлены достаточно узкими (до 6 мкм шир.) тонкостенными умеренно ветвящимися (с сохранением главной оси) переплетающимися и анастомозирующими гифами с нерегулярными пряжками и часто волнообразным контуром, ориентированными более или менее параллельно поверхности ножки; и широкими (до 27 мкм шир.), снабженными очень редкими пряжками гифами, сложенными регулярно вздутыми клетками с умеренно утолщенными (около 2 мкм толщ.), преломляющими свет стенками, расположенными достаточно плотно по всей толще мякоти ножки и шляпки, и оплетаемые тонкими гифами.

2. Псевдодимитическая гифальная система характеризуется наличием в зрелых базидиомах генеративных и псевдоскелетных гиф. По особенностям псевдоскелетных гиф можно выделить 3 основные модификации этого типа:

- фиброидная (псевдоскелетные гифы без вздутий);
- локулифизалоидная (часть псевдоскелетных гиф с нерегулярными ампуловидными вздутиями);
- полифизалоидная (часть псевдоскелетных гиф сложена регулярно вздутыми клетками).

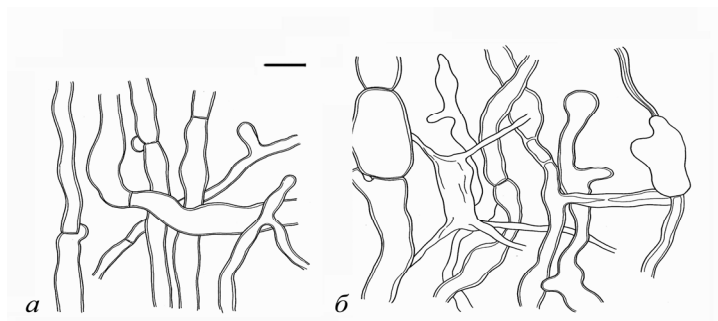


Илл. 28: а — *Pleurotus pulmonarius*, волокновидные псевдоскелетные и генеративные гифы в ткани ножки (слева) и генеративные гифы в ткани шляпки (справа); в — *Sarcomyxa serotina*, вздутые генеративные и волокновидные псевдоскелетные гифы. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Примеры. Псевдодимитическая фиброидная гифальная система встречается достаточно редко и характерна, например, для ножки *Pleurotus pulmonarius* (илл. 28а). — Генеративные гифы среднего диаметра (до 9 мкм шир.), со слегка утолщенными стенками, слабо ветвящиеся, с нерегулярными пряжками и слегка волнообраз-

ным контуром, ориентированные более или менее параллельно поверхности ножки; псевдоскелетные гифы одного диаметра с генеративными, сильно толстостенные, либо даже приближающиеся к капиллярным, неветвящиеся, либо с очень редкими ответвлениями, с пряжками, многочисленными, разнообразно переплетающиеся в толще мякоти. Следует отметить, что гифальная система мякоти шляпки этого вида изомонитическая: генеративные гифы однородные, среднего диаметра (до 5.5–8 мкм шир.), слегка толстостенные, слабо ветвящиеся, часто с выраженным внутриклеточным содержанием, с многочисленными пряжками, хаотично расположенные.

Sarcomyxa serotina (илл. 286). — Своеобразие гифальной системе этого вида придает сочетание вздутых толстостенных генеративных гиф (до 16 мкм толщ.) — ветвящихся и анастомозирующих — с типичными псевдоскелетными гифами *Pleurotus pulmonarius*-типа — узких (до 7 мкм шир.), толстостенных, неветвящихся.



Илл. 29: а — *Bjerkanthera fumosa*, нерегулярно вздутые генеративные и псевдоскелетные гифы медуллярной части базидиомы; б — *Grifola frondosa*, генеративные физалогифы и нерегулярно вздутые псевдоскелетные гифы. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

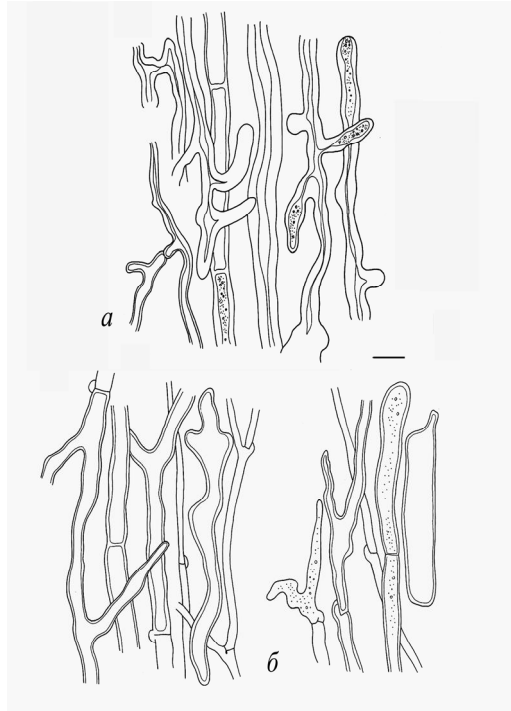
Наиболее распространена среди плевротоидных и ряда трутовых грибов псевдодимитическая локулифизалоидная гифальная система.

Bjerkanthera fumosa (илл. 29а). — Псевдоскелетные гифы слегка дифференцированы по диаметру (от 5 мкм до 9 мкм шир.), толстостенные, слабо и нерегулярно ветвящиеся, с неровным волнообразным контуром, с многочисленными перегородками и крупными пряжками, в некоторых сегментах ампуловидно вздутые, беспорядочно переплетающиеся между собой.

Grifola frondosa (илл. 29б). — В сложении базидиомы принимают участие генеративные физалогифы 8–20 мкм в диам., с регулярно вздутыми сегментами, утолщенной стенкой и регулярными, нередко медальонными, пряжками, а также варьирующие по форме и диаметру псевдоскелетные гифы — ветвящиеся или

неветвящиеся, изодиаметрические или несущие ампуловидные вздутия, 3–7 мкм шир.

Илл. 30: а — *Meripilus giganteus*, псевдоскелетные гифы медуллярной части базидиомы; б — *Ossicaulis lignatilis*, генеративные и псевдоскелетные гифы шляпки (справа) и ножки (слева). Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).



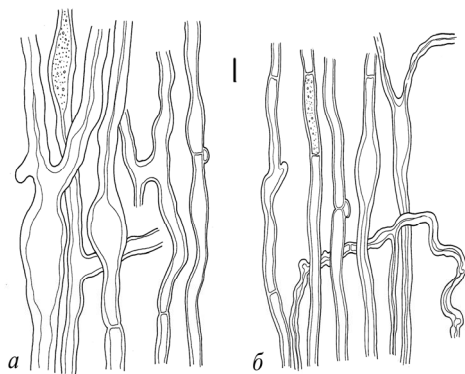
Meripilus giganteus (илл. 30а). — Псевдоскелетные гифы отчетливо дифференцированы по диаметру (2–8 мкм шир.) и представлены 1) очень узкими толстостенными сильно разветвленными гифами, с многочисленными перегородками, без пряжек и частично коллапсировавшим протопластом; 2) толстостенными гифами среднего диаметра с клеточной стенкой неравной толщины; 3) неразветвленными, регулярно септированными, без протопласта (протопласт сохраняется лишь в отдельных сегментах), иногда с незначительными вздутиями; 4) аномально толстостенными и раз-

ветвленными гифами с узким просветом, внутриклеточным содержимым и ампуловидными вздутиями. Все типы гиф распределены в ткани равномерно и беспорядочно переплетаются.

Ossicaulis lignatilis (илл. 30б). — В ножке генеративные гифы достаточно узкие (до 8.5 мкм шир.), тонкостенные, дихотомически ветвящиеся, с регулярными пряжками, ориентированные более или менее параллельно поверхности ножки; псевдоскелетные гифы среднего диаметра (до 12 мкм шир.), отчетливо толстостенные, с неровным контуром и стенкой различной толщины, нерегулярно дихотомически ветвящиеся или ампуловидно вздутые, с частыми

перегородками, иногда с видимыми переходами от генеративных гиф того же диаметра; ориентированы, главным образом, параллельно поверхности ножки. Гифальная структура мякоти шляпки отличается от таковой ножки большим диаметром псевдоскелетных гиф в местах вздутий. Следует указать, что Редхед (Redhead, 1987) не смог отнести гифальную систему данного вида к какому-либо конкретному типу, отметив лишь наличие склерифицированных и слегка дифференцированных гиф в основании ножки. На нашем материале, напротив, мы отмечаем достаточно четкую дифференциацию гиф на генеративные и псевдоскелетные.

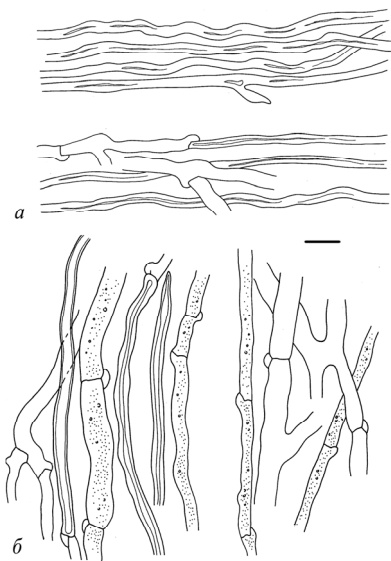
Phyllotopsis nidulans (илл. 31а). — Псевдоскелетные гифы различного диаметра (от 5 мкм до 15 мкм шир.), с волнообразным контуром, толстостенные (со стенкой различной толщины), с варьирующим по ширине просветом, регулярными септами и редкими пряжками, слабо ветвящиеся, иногда анастомозирующие, с ярко выраженными ампуловидными вздутиями, беспорядочно переплетающиеся в толще мякоти.



Илл. 31: Псевдоскелетные гифы *Phyllotopsis nidulans* (А) и *Schizophyllum commune* (Б). Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Schizophyllum commune (илл. 31б). — Псевдоскелетные гифы среднего диаметра (до 7 мкм шир.), с сильно утолщенными стенками (до 2 мкм толщ.), иногда с ампуловидными вздутиями и сильно волнистым контуром, от неразветвленных (большинство гиф) до дихотомически и неправильно ветвящихся (ответвления, как правило, меньшего диаметра), с частыми перегородками и нерегулярными пряжками, различно ориентированные в толще ткани.

Полифизалоидная псевдодимитическая гифальная система оказывается по сути синонимом саркодимитической гифальной системы, как ее понимал Корнер (Corner, 1966a: 176). Она характерна для представителей родов *Inflatostereum*,



Mycenella, Rimbachia, Trogia s. str. (Reid, 1965; Corner, 1966a; Малышева, Морозова, 2005).

Илл. 32: а — *Panus conchatus*, волокнистые скелетные гифы ножки (сверху); они же, дифференцирующиеся из генеративных гиф (снизу); б — *Pleurotus calypttratus*, генеративные и немногочисленные волокнистые скелетные гифы. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Предложенные нами критерии различия генеративных и псевдоскелетных физалогиф (см. раздел «Терминологическая ревизия»), среди которых основными являются несовпадение очертаний внутреннего и внешнего контуров клетки, а также

характерного соотношения $l \leq 2w$ на невздутых участках (основание и апекс клетки, протуберанцы), позволяють несколько сузить круг саркодимитиков в сравнении с принимаемым ранее его объемом (Corner, 1984; Redhead, 1987; Zmitrovich et al., 2006), исключив большинство коллибиоидных родов, *Meripilus*, *Bjerkandera* и *Grifola*, хотя последние 2 рода сохраняют конструкцию, очень близкую к полифизалоидной псевдодимитической (= саркодимитической).

3. Субдимитическая гифальная система характеризуется наличием в зрелых базидиомах генеративных, псевдоскелетных и скелетных гиф. По особенностям склерифицированных гиф можно выделить 2 основные модификации этого типа:

- фиброидная (склерифицированные гифы без вздутий);
- локулифизалоидная (часть склерифицированных гиф с нерегулярными ампуловидными вздутиями).

Примеры. Субдимитическая фиброидная гифальная система характерна, например, для *Pleurotus calypttratus* (илл. 32б) — Генеративные гифы различного диаметра (5–8 мкм шир.), тонкостенные, слабо ветвящиеся, анастомозирующие, с регулярными пряжками, ориентированные в различном направлении; псевдоскелетные гифы достаточно узкие (до 6.7 мкм шир.), толсто-

стенные, как правило неветвящиеся, с пряжками, разнообразно переплетающиеся в мякоти шляпки; скелетные гифы одного диаметра с псевдоскелетными, толстостенные, с волнообразным контуром, неветвящиеся, встречающиеся только в мякоти ножки (т. е. гифальная система мякоти шляпки псевдодимитическая фиброидная).

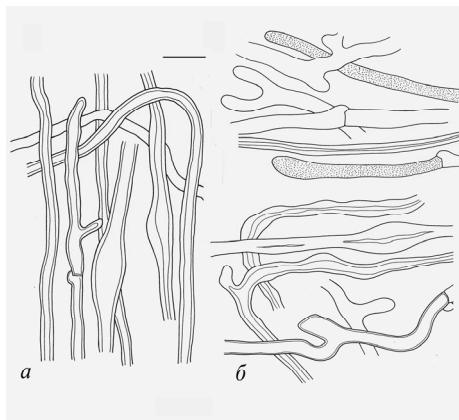
Субдимитическая локулифизалоидная гифальная система характерна для некоторых траметоидных и плевротоидных грибов.

Gloeophyllum odoratum (илл. 33а). — Впервые на «ложный димитизм» этого вида обратил внимание Фидальго (Fidalgo, 1962), предлагавший на основании признака наличия у грибов толстостенных генеративных, а не настоящих скелетных гиф, сохранить для *G. odoratum* и *G. protractum* описанный Зингером род *Ostroporus* (Singer, 1944). Однако, проведенный нами анализ гифальной структуры *G. odoratum* позволяет скорректировать это представление. В сложении базидиомы этого трутовика принимают участие следующие типы гиф: 1) генеративные гифы среднего диаметра (до 6,5 мкм шир.) — тонкостенные, слабо ветвящиеся, анастомозирующие, с частыми пряжками, ориентированные в различном направлении; 2) псевдоскелетные гифы одного диаметра с генеративными, толстостенные, как правило неветвящиеся, либо с короткими ответвлениями, с пряжками, разнообразно переплетающиеся в медуллярной ткани; 3) скелетные гифы одного диаметра с псевдоскелетными, толстостенные, со стенкой различной толщины и волнообразным контуром, неветвящиеся, с характерными многочисленными ампуловидными вздутиями.

Neolentinus degener (илл. 33б). — Генеративные гифы среднего диаметра (до 7 мкм шир.), тонкостенные, дихотомически или неправильно ветвящиеся, с регулярными пряжками, ориентированные более или менее параллельно поверхности ножки и принимающие радиальную направленность в шляпке; псевдоскелетные гифы одного диаметра с генеративными, со слегка утолщенными стенками, извилистые или слабо ветвящиеся, с пряжками, иногда с оставшимися связями с генеративными гифами того же диаметра, различно ориентированные в ткани; скелетные гифы одного диаметра с генеративными или слегка более узкие, с сильно утолщенными стенками различной толщины и прерывающимся узким просветом, иногда с короткими ответвлениями и неровным контуром, нередко с ампуловидными вздутиями. Гифальная структура мякоти шляпки отличается от таковой ножки наличием глеоплероидных гиф, а также

более узкими и редкими скелетными гифами, как правило, без ампуловидных вздутий.

Характерной особенностью гифальной структуры *Pleurotus dryinus* (илл. 34a) является наличие в мякоти ножки ярко выраженных апикальных или реже интеркалярных ампуловидных вздутий (до 9 мкм шир.) на псевдоскелетных и скелетных гифах в сочетании с довольно широкими (до 7 мкм шир.) генеративными гифами.

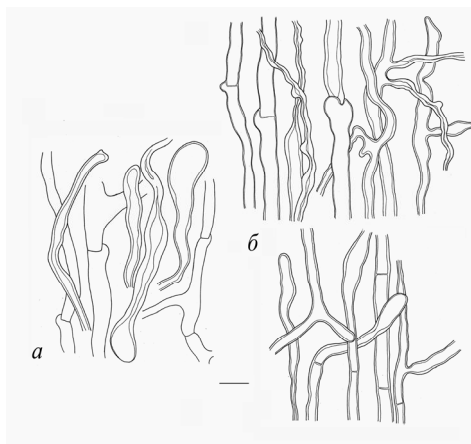


Илл. 33: а — *Gloeophyllum odoratum*, псевдоскелетные и скелетные гифы с нерегулярными ампуловидными вздутиями; б — *Neolentinus degener*, генеративные, глеоплероидные и волокновидные скелетные гифы шляпки (сверху); нерегулярно вздутые псевдоскелетные и скелетные гифы ножки (снизу). Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Polyporus arcularius (илл. 34б). — Генеративные гифы достаточно широкие (до 7.5 мкм шир.), слегка тонкостенные, неветвящиеся или слабо ветвящиеся, с регулярными пряжками, ориентиро-

ванные более или менее параллельно поверхности ножки; псевдоскелетные гифы среднего диаметра (до 7 мкм шир.), толстостенные, извилистые, слабо ветвящиеся, с частыми перегородками и ампуловидными вздутиями, без пряжек; скелетные гифы достаточно широкие (до 8 мкм шир.), сильно разветвленные и утончающиеся в ответвлениях, довольно толстостенные, со стенкой различной толщины, узким и капиллярным просветом в ветвях, с извилистым и неровным контуром, часто ампуловидно вздутые. Гифальная структура мякоти шляпки характеризуется преобладанием разветвленных псевдоскелетных гиф. Анализ высушенного материала может привести исследователя к неверным заключениям, поскольку протопласт псевдоскелетных гиф коллапсирует, и в качестве скелетных гиф распознаются их предшественники.

4. Димитическая гифальная система характеризуется наличием в зрелых базидиомах генеративных и скелетных гиф, т. е. псевдоскелетные гифы оказываются полностью замещенными скелетными. Скелетные гифы могут ветвиться, и тогда гифальная система приближается к тримитической («the structure approaches trimitic» — Miettinen et al., 2006).

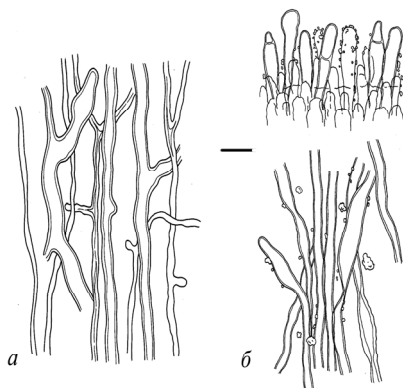


Илл. 34: *a* — *Pleurotus dryinus*, генеративные, псевдоскелетные и скелетные гифы; *б* — *Polyporus arcularius*, гифальные элементы медуллярной части шляпки (сверху) и ножки (снизу). Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

(Пармасто, 1970; Wasser et al., 2006). В разделе «Терминологическая ревизия» уже упоминалось, что неразветвленные скелетные гифы представляют собой дериват разветвленных псевдоскелетных гиф с отмершими «слабыми» ветвями. Таким образом, морфологической основой обоих типов гиф является дихоподий. Следует отметить также, что по мере углубленного изучения гифальной структуры трутовых грибов в ходе монографических обработок, круг таксонов с преобладанием неветвящихся вегетативных гиф постоянно сужается. Об этом же свидетельствует и опыт настоящего

Варианты димитической системы с ветвящимися скелетными гифами иногда обособляют в качестве отдельного морфологического подтипа или типа — диходимитическая гифальная система

лечения вегетативных гиф, в данной классификации мы большее значение придаем наличию или отсутствию на гифах ампуловидных вздутий.

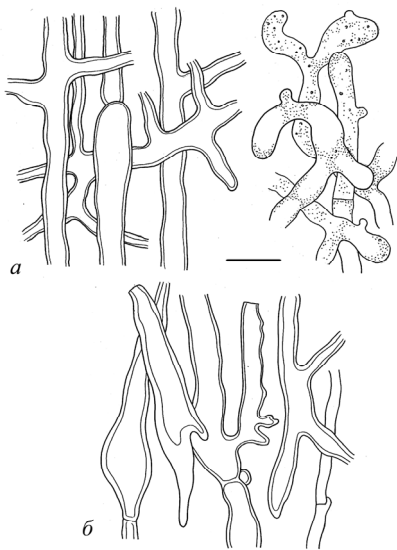


Илл. 35: *a* — *Dichomitus campestris*, дихотомически ветвящиеся нерегулярно вздутые скелетные гифы; *б* — *Irpex brownnei*, нерегулярно вздутые скелетные гифы медуллярной части шляпки (снизу); они же на абгимениальной поверхности (сверху). Масштабная линейка 10 мкм.

По этому признаку можно выделить 2 основные модификации димитической гифальной системы:

- фиброидная (скелетные гифы без вздутий);
- локулифизалоидная (часть скелетных гиф с нерегулярными ампуловидными вздутиями).

Примеры. Разновидности димитической фиброидной гифальной системы мы находим у представителей родов *Panus* (илл. 32а), *Antrodia* (Donk, 1974), *Perenniporia* (Spirin et al., 2005), *Skeletocutis* (Niemelä, 1998; Spirin, 2005).



Илл. 36: а — *Laetiporus sulphureus*, генеративные и связывающие гифы (справа — тонкостенные физало-гифы в зоне нарастающего края), б — *Marasmius scorodonius*, генеративные гифы со связывающе-подобными пролиферациями в мякоти ножки. Масштабная линейка 10 мкм. (Рисунки В. Ф. Малышевой и Е. Ф. Малышевой).

Panus conchatus (илл. 32а). — Генеративные гифы довольно узкие (до 4–5.5 мкм шир.), тонкостенные, слабо ветвящиеся, с частыми пряжками, сильно переплетающиеся; скелетные гифы почти одного диаметра с генеративными, толстостенные, с прерывающимся или капиллярным

просветом и волнообразным контуром, неветвящиеся или с редкими, короткими боковыми ответвлениями, составляют основную массу мякоти ножки.

Локулифизалоидная разновидность димитической гифальной системы встречается, очевидно, более часто.

Dichomitus campestris (илл. 35а). — Скелетные гифы сильно дифференцированы по диаметру — от очень узких (1.5–3 мкм шир.) и нитевидных до очень широких (7–9 мкм шир.), толстостенные, в узких гифах с капиллярным или прерывающимся просветом, дихотомически разветвленные (что позволяет относить данную гифальную систему к диходимитической), иногда с короткими поч-

ковидными ответвлениями, с интеркалярными и апикальными ампуловидными вздутиями на широких гифах, хаотично переплетающиеся в ткани.

Гифальная система *Flaviporus browni* (илл. 35б) отличается наличием скелетных гиф различного диаметра (от 3 до 6.5 мкм шир.), с неравномерно утолщенной стенкой, волнистым контуром, сильно выраженной инкрустацией, а также интеркалярными и апикальными ампуловидными вздутиями.

5. Амфимитическая гифальная система, если рассматривать ее в узком смысле — не включая виды, имеющие «скелетно-связывающие» гифы, — характеризуется наличием в зрелых базидиомах *только* генеративных и связывающих гиф и встречается, например, у *Laetiporus sulphureus* (илл. 36а). — Генеративные гифы достаточно широкие (5–20 мкм шир.), слегка толстостенные и вздутые, с частыми перегородками; связывающие гифы 3–12 мкм шир., с умеренно утолщенными стенками, более или менее дихотомически ветвящиеся. Наиболее подробно этот тип гифальной системы был изучен Корнером (Corney, 1953, 1984), хотя без употребления самого термина.

Истинный амфимитизм распространен достаточно редко, а выражен бывает очень нечетко. Нами была изучена гифальная структура *Marasmius scorodoni* (илл. 36б). В ткани ножки были обнаружены толстостенные пролиферирующие генеративных гиф ограниченного роста, часть которых была лишена плазматического содержимого, при этом у ряда элементов главная ось ветвления не просматривается. К какому типу следует относить подобную гифальную систему? На наш взгляд, это феномен, наиболее близкий к амфимитизму.

(6). Субтримитическая гифальная система [= тетрамитическая гифальная система — Змитрович (2006); Wasser et al. (2006)]³³ характеризуется наличием в зрелых базидиомах генеративных, псевдоскелетных, скелетных и связывающих гиф. Наиболее подробное описание этого типа гифальной системы (без употребления специального термина) провели Дутта и Рой (Dutta, Roy, 1985), переписав объект, являющийся «классическим»

³³ В ходе обсуждения рукописи данной работы С. П. Арефьев предложил для названия этого типа гифальной системы альтернативный термин «семитримитическая», призванный указать на то, что часть псевдоскелетных гиф базидиомы замещена скелетными. На наш взгляд, оба термина могут быть использованы, при этом первый уже был опубликован нами ранее (Zmitrovich et al., 2006).

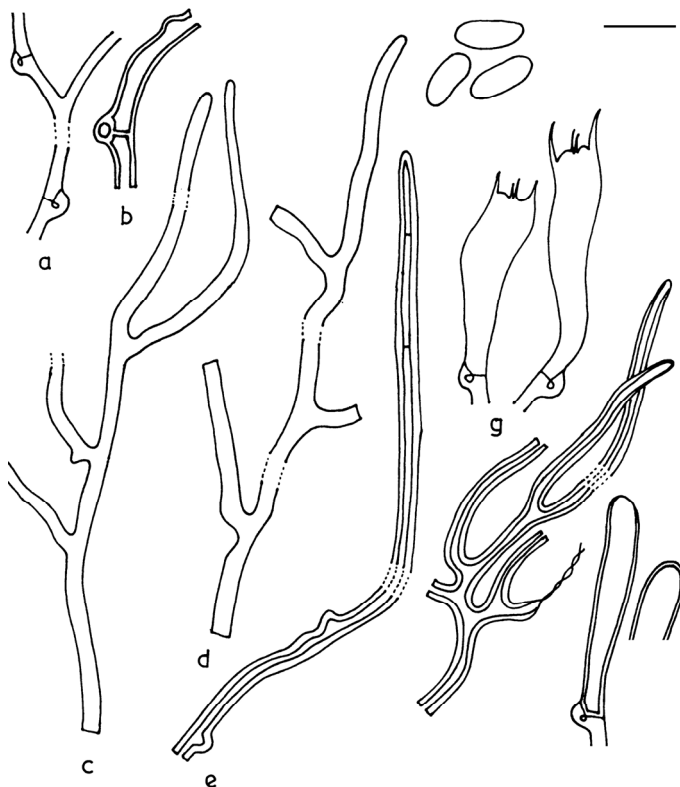
примером тримитизма — *Microporus xanthopus*. На наш взгляд, ревизия гифальных систем *Trametes*—*Antrodiella* пополнит список видов, характеризующихся субтримитической гифальной системой (см. илл. 37).

(7). Тримитическая гифальная система характеризуется наличием в зрелых базидиомах генеративных, скелетных и связывающих гиф (последние два типа полностью замещают псевдоскелетные гифы). Принципиальной разницы между тримитизмом и димитизмом мы не видим, поскольку связывающие и скелетные гифы генетически связаны в данном случае с псевдоскелетными гифами, а различия между ними носят скорее количественный (связанный с соотношением роста и ветвления), а не качественный характер. В ряде работ отмечалось, что тримитические базидиомы являются наиболее твердыми, хотя оснований для такого заключения мы также не видим. Опыт свидетельствует, что наиболее твердой консистенцией обладают представители рода *Phellinus*, характеризующегося димитической гифальной системой и рода *Rigidoporus*, характеризующегося псевдодимитической гифальной системой. Таким образом, выделение тримитической гифальной системы в качестве особого морфологического подразделения является скорее данью традиции, и мы надеемся, что проблема ди-тримитизма в свете новых данных войдет в круг проблем, обсуждаемых морфологами грибов. Тем не менее, по особенностям скелетных гиф можно выделить 2 основные модификации тримитической гифальной системы:

— фиброидная (скелетные гифы без вздутий): роды *Fomes*, *Trametes*, *Ganoderma* subgen. *Elfvigia* — см. Corner (1932b, 1983, 1990). Фиброидная тримитическая гифальная система характеризуется обычно тонкими неветвящимися скелетными гифами с узким до капиллярного просветом и разветвленными связывающими гифами с толстой стенкой и неровным контуром.

— локулифизалоидная (часть скелетных гиф с нерегулярными ампуловидными вздутиями): роды *Amauroderma*, *Humphreya*, *Haddowia*, *Ganoderma* subgen. *Ganoderma*, *Tomophagus* — см. Corner (1983); Wasser et al. (2006).

Вздутые скелетные гифы этих грибов гомологичны соответствующим элементам *Polyporus* и *Lentinus*. Отличие гифальной системы *Ganoderma* s. l. от *Polyporus* заключается в наличии у представителей первого рода хорошо дифференцированных связывающих гиф, получивших даже образное название «оленьих рогов» (Adaskaveg, Gilbertson, 1986). Детальный анализ гифальной морфологии *Ganoderma* дан в монографии С. П. Вассера и соавт. (Wasser et al., 2006).



Илл. 37. Тетрамитическая гифальная система *Polyporus (Datronia) mollis* (по: Roy, Mitra, 1986): а, с, d — генеративные гифы и порядок их ветвления, b — псевдоскелетные гифы, e — скелетные и связывающие гифы, g — базидия и споры. Масштабная линейка 10 мкм.

Гифальные системы и вопросы морфогении полипоровых грибов. Первым исследователем, обратившим внимание на дифференциацию гиф в базидиомах высших (агарикоидных) грибов был Файо (Fayod, 1889), сформулировавший представление о «фундаментальных» и «связывающих» тканях плодового тела. Под «фундаментальными тканями» Файо понимал по сути агрегации осевых филаментов (кладомов в смысле Шадфо), определяющих форму роста базидиомы, а под «связывающими тканями» — совокупность придаточных филаментов (плевридиев), заполняющих пространство

между осевыми филаментами и образующих стерильные и фертильные поверхности базидиомы. Осевые филаменты — нередко вздутые у агарикоидных грибов, сильно склерифицированные у ряда афиллофороидных — формируют каркас базидиомы (Малышева, 2004). Именно за счет осевых филаментов происходит перестройка формы роста при изменении положения субстрата, проявляются феномены гаптоморфоза (Nuss, 1980) в ходе карпогенеза. Вопреки мнению Ленца (Lentz, 1971), мы считаем, что это важное обобщение Файо вполне согласуется с представлениями о гифальных системах Корнера, которые естественным образом конкретизируют понятия «фундаментальных» (физалогифы, псевдоскелетные и скелетные гифы) и «связывающих» (связывающие гифы, соединяющие гифы) «тканей». Совмещение функциональных и, до определенной степени, генетических категорий Файо с описательно-морфологическими категориями Корнера представляется продуктивным в контексте разговора о путях морфогенеза гифальных элементов высших грибов.

Согласно Редхеду (Redhead, 1987), склерифицированные физалогифы у агарикоидных грибов являются реликтовым образованием, указывающим на происхождение группы от афиллофороидных предковых форм.

Редхедом не было проанализировано анатомическое строение плевротоидных, полипороидных и траметоидных грибов, соответственно, не был выявлен отчетливый трансформационный тренд: коллибиоидные физалогифы → мерипилоидные физалогифы → полипороидные скелетно-связывающие гифы → кориолоидные и фибропориоидные склерогифы с остаточными ампуловидными вздутостями. Этот морфологический ряд, очевидно, не допускает обратного прочтения.

Биоморфологический смысл такого рода трансформации видится нам в следующем. Склерификация физалогиф, несомненно, связана с большей продолжительностью существования базидиом. Наиболее очевидными причинами перехода ряда агарикоидных грибов к подобной тактике являются ксероморфогенез и развитие на трудно иммобилизуемых субстратах. В случае ксилотрофных грибов обе группы явлений находятся в теснейшей взаимосвязи — не случайно подавляющее большинство агарикоидных саркодимиетиков является ксилотрофами.

Усиление «скелетной» и подавление «тургорной» составляющей в удержании формы базидиомы приводит к нивелированию диспропорции между «телом» и «протуберанцами» «скелетно-

связывающей клетки» за счет экстенсивного развития последних. Эта стадия фиксирована у ряда представителей *Polyporus*, *Lentinus* и *Pleurotus*: в ветвящихся скелетно-связывающих гифах, особенно в местах обильного ветвления, еще можно заметить физалоидные участки, но основную скелетную нагрузку в базидиоме уже несут их отростки, формируя каркас базидиомы, ее «фундаментальную ткань». Терминальные стадии развития системы скелетных гиф и редукции физалоидных участков (сохраняющихся лишь в виде ампуловидных вздутий скелетных гиф, очень характерных, например, для представителей *Antrodiella*, *Irpex* и *Diplomitoporus*) достаточно четко увязаны с перестройкой формы роста от фонтанной до гемисферической или вееровидной, сопровождаемой исчезновением ножки, т. е. формированием тиромицетоидных, траметоидных и фомитоидных базидиом. Здесь следует высказаться по поводу малоизвестной «*Hericium*-гипотезы» Корнера (Corney, 1989) о происхождении «медленнорастущих» траметоидных и фомитоидных базидиом за счет срастания ветвей гипотетического *Hericium*-подобного плодового тела. На наш взгляд, нет необходимости в поиске гипотетических предковых форм траметоидных грибов, ввиду реально существующих переходных форм между плевротоидными и траметоидными грибами — как по продолжительности существования и скорости роста плодовых тел, так и их форме и гифальной конструкции — здесь следует упомянуть лишь наиболее яркие примеры: *Polyporus alveolaris*, *Pleurotus calyptratus*, виды рода *Piptoporus*.

Таким образом, мы придерживаемся взгляда на саркодимицитизм как плезиоморфный признак, проявляющийся в некоторых группах колибиоидных, клитоцибоидных и плевротоидных грибов, и являемся сторонниками «плевротоидной гипотезы» происхождения трутовиков (см. Змитрович, Вассер, 2004).

Полученные новые данные позволяют более критически взглянуть на ряд установившихся таксономических концепций. И, хотя это должно стать предметом отдельного большого исследования, мы считаем возможным здесь обозначить ряд возникших в ходе нашего морфологического анализа вопросов таксономического характера. Род *Polyporus* в плане особенностей гифальных систем оказывается гетерогенным, при этом *Polyporus badius* группируется скорее с *Meripilus giganteus*, нежели с другими представителями рода. Гифальная система, характерная для большей части представителей рода *Polyporus*, является идентичной таковой у представителей рода *Lentinus*. Недавние исследования рРНК по-

зволили объединить эти два рода (Krüger, Gargas, 2004). Гетерогенным оказывается род *Dichomitus*, объединяющий представителей с дихомитической (*Dichomitus campestris*) и скорее более характерной для *Trametes* тримитической (*D. squalens*) гифальной системой. Очень близкими по гифальной структуре и особенностям вегетативных гиф оказываются представители родов *Diplomitoporus*, *Pycnoporus*, *Irpex* и *Antrodiella*. Возможно, в будущем появятся основания для объединения их в один род.

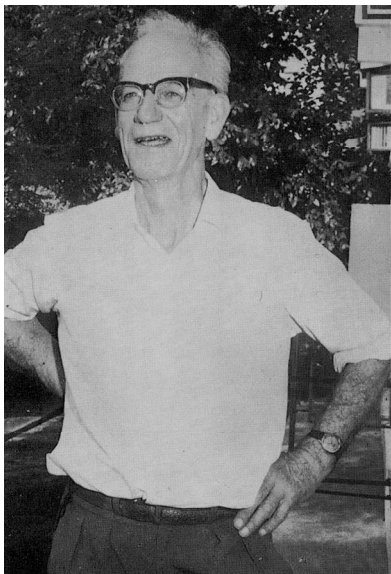
Следует отметить также, что предложенная классификация гифальных систем является не догмой, а рабочим инструментом анализа структуры базидиом: о ее адекватности реальному разнообразию гифальных элементов полипоровых грибов можно будет судить по мере включения в анализ все новых и новых видов.

Глава 5

Развитие исследований по описательной и теоретической морфологии высших грибов

1. Исследователи, внесшие крупнейший вклад в морфологию высших грибов

Эдред Джон Генри Корнер — **Е. J. H. Corner** (12.01.1906–14.09.1996). (Илл. 38). Крупнейший фитоморфолог XX столетия. В 1929 г., после окончания Кэмбриджского университета он начинает исследования разнообразия тропических грибов в Малайзии, где получает пост заместителя директора Сингапурского ботанического сада.

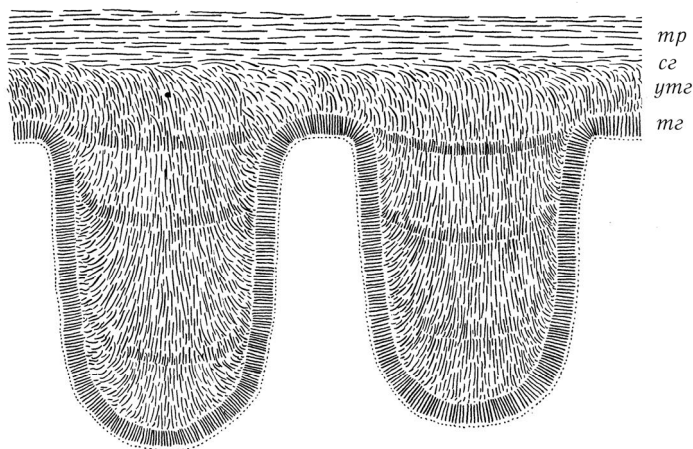


Илл. 38. Э. Дж. Г. Корнер (по: Watling, 1997).

С самой первой своей работы, посвященной дискомицетам и изданной в серии статей (Corner, 1929a, b, c, 1930a, b, c; 1935), он выступает в качестве оригинального морфолога. Эти исследования затрагивали эволюцию аскокарпа в свете особенностей роста маргинальной зоны апотеция, была выдвинута интересная идея о родстве некоторых бриофильных дискомицетов с *Erysiphaceae*, а также описан один из видов рода *Nectria*, паразитирующий на тропическом печеночнике.

В этот же период намечается его интерес к дендрологии: он описывает разнообразие и биоморфологические особенности доминантных видов болотистых лесов Йохора. Позднее эти данные будут обобщены в монографии «Придорожные деревья Малайи»

(«Wayside trees of Malaya») (Corner, 1940), выдержавшей до 1988 г. 3 переиздания.



Илл. 39. Схематическое изображение направления роста гиф в базидиоме *Thelephora*: *tr* — трама, *cg* — субгимений, *utg* — утолщенный гимений, *tg* — текущий гимений (по: Corner, 1968).

В период Японской оккупации Корнер оставался в Сингапуре и, будучи под домашним арестом, продолжал свои разносторонние морфологические исследования. В 1946 г. он выезжал в страны Латинской Америки в качестве эксперта ЮНЕСКО. В 1949 г. по приглашению своего учителя профессора Брукса (F. T. Brooks) Корнер становится лектором Кэмбриджского университета, специализируясь в области тропической ботаники. В этот период он издает свою полемическую работу по «теории дурьяна» (Corner, 1949), монографии «Жизнь растений» («The life of plants» — Corner, 1964), «Естественная история пальм» («Natural history of palms» — Corner, 1966с), «Семена двудольных» («Seeds of dicotyledons» — Corner, 1976) и «Леса пресноводных болот» («Freshwater swamp forests» — Corner, 1978).

Однако, основной интерес Корнера всегда был связан с морфологией базидиальных грибов. В 1932 г. он обращает внимание на дифференциацию гиф в базидиомах трутовых грибов и вводит понятие гифальных систем (см. Гл. 4).

Важную роль особенностям гифальной структуры базидиом Корнер отводил в своих монографиях по клавариевым (Corner, 1950), кантарелловым (Corner, 1966a) и телефоровым (Corner, 1968) грибам. В его поле зрения всегда были и морфологические сходства плевротоидных грибов (которым посвящена его монография 1981 г. — Corner, 1981) с трутовиками, детальное описание морфологии и гифальной структуры которых содержится в серии его работ, названной «*Ad Polyporaceas*» (Corner, 1983–90). В 1971 г. он издает монографию по роду *Boletus* (Corner, 1972), в 1994 г. — по миценоидным грибам Малайзии (Corner, 1994).

Вклад Корнера в морфологию грибов не исчерпывался пионерными исследованиями в области гифальной морфологии. Этому ученому принадлежит продуктивная идея схематического изображения расположения массивов гиф в базидиокарпе (илл. 39), впервые вводится широкое использование сравнительной морфометрии структур. В области филогенетики и филогении морфотипов наибольшую ценность имели доказательство Корнером родства паксилловых грибов и рода *Serpula* (Corner, 1971), а также «*Clavaria*-гипотеза» в морфогении высших базидиомицетов (см. илл. 15).

Представления Корнера о генеративных, скелетных и связывающих гифах, изложенные этим исследователем в его первых работах начала 1930-х гг., получили широкое распространение в 1950–90-е гг., поскольку оказались востребованными в описательной морфологии трутовых грибов и монографических обработках группы в различных регионах мира. Сам Корнер в течение жизни несколько раз возвращался к своей концепции, адаптируя ее к новому материалу, пересматривая ряд первоначальных заключений, однако эти работы не получили должного внимания научного сообщества. Параллельно система Корнера уточнялась рядом исследователей (Пармасто, Редхед, Рой, Клеменсон), однако, уточнения эти носили частный характер и большей частью не учитывались в монографических сводках.

Таким образом, к настоящему времени мы имеем с одной стороны, проверенную временем в своих базовых элементах первоначальную концепцию Корнера, представляющую главное направление современной описательной морфологии, а с другой стороны — разрозненный массив данных, полученных как самим Корнером, так и другими исследователями, не укладывающихся в «классические представления». Это — вполне обычная познавательная ситуация, не требующая никаких радикальных преобразований. Се-

годня — до появления новой концепции и выхода ее в «теоретический мейнстрим» — возможна только ревизия имеющихся в нашем распоряжении фактов с целью поиска точек, на которых необходимо сосредоточить будущие исследовательские усилия.

Анализ имеющихся на сегодня данных по морфологии гифальных элементов полипороидных и плевротоидных грибов показал, что все их разнообразие может быть сведено к четырем основным типам — генеративные, псевдоскелетные, скелетные и связывающие гифы. Следует подчеркнуть, что четкое разграничение генеративных и псевдоскелетных гиф, произведенное Клеменсоном, весьма существенно для современной интерпретации концепции гифальных систем. Переописание Дутой и Роем гифальной системы *Microporus xanthopus* — классического объекта, на котором построена концепция Корнера — показало доминирующую роль псевдоскелетных гиф в сложении плодовых тел активно растущих «тримитических» трутовиков. Изменились представления и о скелетных гифах. Электронномикроскопические исследования, доказавшие облигатное отсутствие в них протопласта, позволило считать эти образования терминальной стадией дифференциации определенных гифальных элементов.

Стало очевидным, что скелетные и связывающие гифы происходят из генеративных гиф через некую промежуточную стадию, которой, после исследований Роя, вполне логично считать именно стадию псевдоскелетных гиф. Наши собственные исследования показали, что остаточные явления псевдодимитизма отмечаются во многих ди- и тримитических базидиомах.

Все четыре типа гиф — генеративные, псевдоскелетные, скелетные и связывающие — встречаются в зрелых базидиомах различных представителей полипороидных и плевротоидных грибов в разных соотношениях, что определяет специфику их анатомической структуры. На наш взгляд, приблизиться к более или менее адекватной классификации гифальных систем полипороидных и плевротоидных грибов возможно, лишь разграничивая два измерения гифальной дифференциации: 1) по линии склерификации гифальных элементов с постепенной утратой протопласта (мономитическая → псевдодимитическая → субдимитическая → димитическая) и 2) по линии ослабления тургорной и усиления скелетной составляющей гифальной конструкции (полифизалоидная → локулифизалоидная → фиброидная). Учет этих двух измерений важен скорее не в «практическом», но теоретическом плане, поскольку позволяет проследить разнообразие гифальной дифференциации в связи с

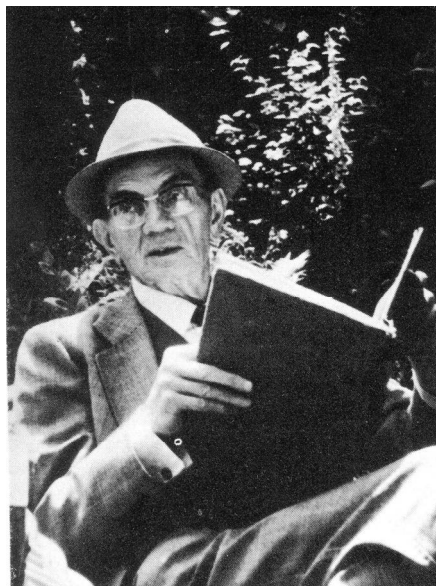
морфогенетическими тенденциями полипоройдных и плевротоидных грибов.

Корнеру были чужды сомнения и колебания. Известными научному сообществу являются его полемика с Зингером, со сторонниками теломной морфологии, с то время молодым исследователем тропических клавулин Петерсеном (Petersen, 1983; Corner, 1986). Тем не менее, по свидетельству коллег, он был обходителен в общении. Будучи дважды женат, прожил счастливую жизнь, с миром закончив ее в своем доме, будучи окруженным любовью и заботой благодарных коллег и родных.

Крупный вклад Корнера в микологию и фитоморфологию был отмечен Дарвиновской медалью (1960 г.), Линнеевской Золотой медалью (1970 г.) и Японским международным призом по биологии (1985 г.). В честь него описан новый род базидиальных грибов — *Corneromyces*.

Мариус Шадфо — M. Chadeaud (21.12.1900–11.05.1984). (Илл. 40). Один из наиболее самобытных морфологов, крупный специалист в области альгологии и морфологии грибов, в особенности аскомицетов, профессор.

Родом из Жонзэ, он окончил «Школу учителей» в Ля-Рошеле



(1916–1919), и «Высшую школу» в Сан-Клу (1919–1921). С 1923 г. он был преподавателем биологии в «Школе учителей», с 1930 г. преподавал в Колледже Тюго в Париже, и с 1954 по 1971 гг. имел должность профессора ботаники в Сорбонне. Параллельно преподавательской, Шадфо вел интенсивную исследовательскую деятельность в Криптогамической лаборатории Музея естественной истории (Париж), начавшуюся в 1930 г. и продолжавшуюся до конца его дней.

Илл. 40. М. Шадфо (по: Parguey-Leduc, 1984).

Первые работы Шадфо были посвящены цитологии одноклеточных (*Euglenophyceae*, *Prasinophyceae*) и многоклеточных водорослей. Особое внимание он уделял классификации морфологических типов водорослей. В этот период им было сделано важное обобщение: выделено 4 основных типа структуры таллома — археталлический, нематоталлический, кладомный и метакладомный. Под этим углом зрения он рассматривает кормус высших растений и вегетативное тело высших грибов. Кормус, согласно Шадфо, представляет собой законченный вариант метакладомной структуры, при этом аскомицеты (особенно лихенизированные) сохраняют элементы кладомной, а базидиомицеты характеризуются «неким регрессивным» типом структуры.

Другим направлением работ Шадфо, начиная с 1935 г., были цитологические исследования асков и базидий. Этому автору принадлежат интересные работы в исследовании апикального аппарата асков, во многом уточняющие соответствующие исследования Харпера.

Первой крупной монографией этого ученого была работа «Биология грибов» («*Biologie des Champignons*») (Chadefaud, 1944), в которой большое внимание было уделено описанию жизненных циклов и репродуктивных органов различных групп грибов. Большое внимание уделялось путям эволюции этих организмов. Однако особый резонанс в кругах криптогамистов вызвал его фундаментальный труд «Бессосудистые растения (Криптогамы)» [*«Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie)»*], изданный в 1960 г. в качестве первого тома «Систематической ботаники». В работе общим объемом 1018 стр. приводились подробные сведения о морфологии (сопровожденные оригинальными иллюстрациями), цитологии, жизненных циклах всех групп водорослей и грибов, была использована оригинальная классификация и обсуждались эволюционные гипотезы.

В 1983 г. Шадфо делает еще одно крупное обобщение, касающееся классификации водорослей (Chadefaud, 1983). На нем в данном очерке мы останавливаться не будем, отметим лишь, что намеченный данным исследователем «хромофитный цикл», несколько отличающийся от мейнстрим-представлений, заданных еще в 1930-е гг. Пашером, стимулировал специалистов к дополнительным исследованиям и сегодня в концепции «хромальвеолят» Кавалье-Смита можно увидеть отзвуки «хромофитного цикла» Шадфо.

Шадфо был одним из сторонников «флоридеиной гипотезы» происхождения высших грибов. Более подробный анализ этой гипотезы был проведен нами в специальной работе (Змитрович, 2001а), отметим здесь, что в 1975 г. этот ученый отказался от непосредственного выведения высших грибов из флоридей [наиболее логичным шагом в таком случае была бы инкорпорация их (как «гетеротрофных дериватов») в систему *Rhodophyta*], а постулировал параллельное развитие обеих групп от общего предка, имевшего соответствующие морфогенетические потенции. В свете современных знаний о филогении эвкариот, такая трактовка требует еще большего смягчения: на наш взгляд, достаточно просто постулировать автотрофного предка любых филаментарных таллофитов, имеющих глюкановую стенку.

В последние годы жизни Шадфо занимался проблемами эволюции аскокарпа и базидиокарпа (Chadefaud, 1984). Этот пласт его деятельности еще не оценен должным образом морфологическим сообществом — во многом в силу закрытости и «самодостаточности» французской научной мысли.

В целом оценивая итог деятельности Шадфо следует отметить, что именно его работы заполняют пробел между «морфологической феноменологией» и современной проблематикой биологии развития, находящейся на границе с клеточной биологией. Его «кладомная теория», будучи расширенной и дополненной, легла в основу представлений о тектоморфологии грибов, развиваемой в данной монографии.

Вклад Шадфо в криптогамную ботанику высоко оценен во Франции: он является лауреатом Приза Монтаня (1937, 1961 гг.), Приза Демазье (1944 г.); наконец, ему присвоено звание «Рыцаря Почетного Легиона» (1959 г.). В его честь назван род водорослей (*Chadefaudiolithrix*), а также роды грибов (*Chadefaudia*, *Chadefaudiella*, *Chadefaudiomyces*, *Mariusia*).

Марсель Локэн — M. Locquin (род. 6.05.1922). (Илл. 41). Известный французский миколог и биохимик, внесший большой вклад в описательную морфологию высших грибов и миксомицетов; в настоящее время — консультант ЮНЕСКО. Менее известными остаются его работы в области лингвистики, где он является автором теории протоязыка (или «архетипического языка»), направленной на поиск фонем, определяющих «тайный смысл» слов, которые они составляют.

Начинал свою научную деятельность Локэн в качестве биохимика в Национальном центре научных исследований в Париже.



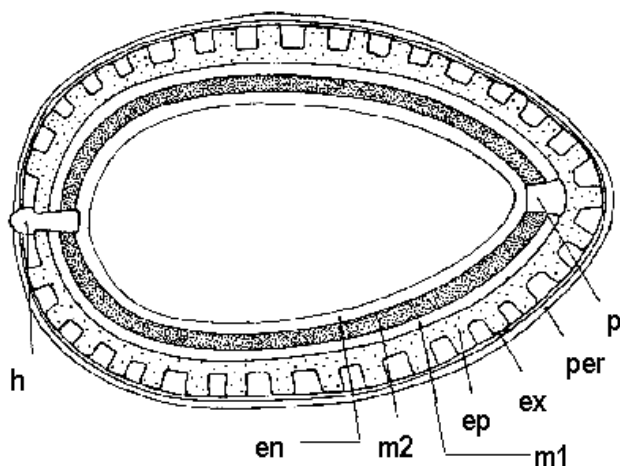
Илл. 41. М. Локэн.

С 1943 г. (Locquin, 1943) он занимается вопросами изучения спородермы грибов и миксомицетов. Этому исследователю принадлежит классическая работа по изучению спор *Fayodia bisphaerigera*. Для изучения споровой поверхности и ее тектальной структуры Локэн использовал «методику дифференциальных окрашиваний», а для растворения глюканового матрикса и оголения орнамен-

тации он использовал концентрированную азотную кислоту. Прокрашивание глюканового матрикса споры этот ученый осуществил с помощью реактива Мельцера, а для окрашивания поверхности и клеточного содержимого — различные виды анилиновых красителей. В итоге им была сделана реконструкция строения обочочки толстостенных орнаментированных спор (илл. 42). В дальнейшем, для обозначения такого типа спор Локэном был введен специальный термин — гемитектоспоры (Spirin et al., 2005).

В 1957 г. выходит фундаментальная работа с ключевым участием Локэна «Руководство по микроскопии» («Traité de microscopie. Instruments et techniques») (Policard et al., 1957). В этой работе рассматривается как устройство светового и электронного микроскопов, так и методы подготовки растительного материала — диссоциация тканей, обособление клеток, прокрашивание цитоплазматических органелл, фиксация. Отдельная глава данной работы посвящена технике микрофотомирования. Эта работа явилась крупным вкладом в развитие морфологических и цитологических исследований грибов и других групп низших растений.

Однако главный труд Локэна в области морфологии грибов — энциклопедическое издание «Общая и структурная микология» («Mycologie générale et structurale», 1984) общим объемом 551 стр. Труд подводит определенный итог 40-летней деятельности Локэна в области микологии и состоит из 2-х частей: «Общая микология»,

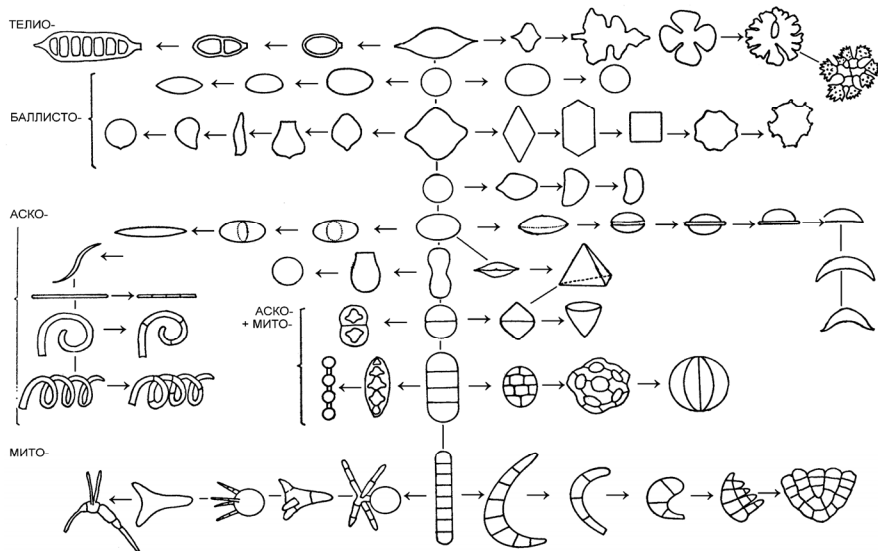


Илл. 42. Реконструкция строения гемитектоспоры по Locquin (1943) и Gäumann (1964): *per* — периспорий, *ex* — экзоспорий, *ep* — эписпорий, *en* — эндоспорий, *m1* и *m2* — слои мезоспория, *p* — пора прорастания, *h* — хилум.

где рассматриваются вопросы филогенетической систематики грибов и миксомицетов, приводится оригинальная классификация этих организмов³⁴, проводятся экскурсии в генетику грибов и палеомикологию, и «Структурная микология», где рассматриваются морфологические (большое внимание уделяется дифференциации

³⁴ Достаточно сказать, что, вместо традиционного деления высших грибов на аско- и базидиомицеты, Локэн сходным образом делит эту группу на «баллистомицеты» (*Ballistomycotina*) и «утеромицеты» (*Uteromycotina*), разделяя первый подотдел на такие классы как *Trichomycetes*, *Repetobasidiomycetes* (cl. nov. ined.), *Heterobasidiomycetes*, *Teliobasidiomycetes*, *Ballistoblastomycetes* (cl. nov. ined.), *Holobasidiomycetes* (с 13-ю новыми, но формально не описанными подклассами), а второй — на *Spermophthoromycetes* (cl. nov. ined.), *Endomycetes*, *Hemiascomycetes*, *Synascomycetes* (cl. nov. ined.), *Ascoblastomycetes* (cl. nov. ined.), *Laboulbeniomyces*, *Anellascormycetes* (cl. nov. ined.), *Mazaediomycetes* (cl. nov. ined.), *Nassacomycetes* (cl. nov. ined.). Кроме того, Локэн выделяет в отдельный отдел анаморфные грибы (*Adelomycotina*), разделяя их на классы *Enderthromycetes* (cl. nov. ined.), *Basauxarthromycetes* (cl. nov. ined.), *Acroxiomycetes* (cl. nov. ined.), *Endoidiomycetes* (cl. nov. ined.), *Holoblastomycetes* (cl. nov. ined.), *Enteroblastomycetes* (cl. nov. ined.), *Phialomycetes* (cl. nov. ined.), *Asporomycetes* (cl. nov. ined.).

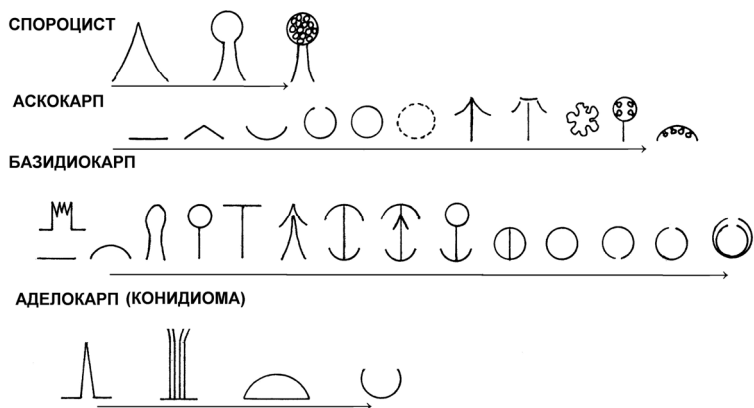
споровой оболочки), экологические и биохимические особенности грибов, методы микроскопического изучения этих организмов (эта часть во многом перекликается с соответствующей монографией) и алгоритмы математического расчета: роста грибов, биомассы мицелия, в области кариологии и генетики. В конце книги приводится обзор прикладных аспектов микологии, выделяется оригинальная область исследований — «аэромикология» и рассматриваются ее приложения, в частности, аллергология.



Илл. 43. Морфогенетические ряды грибных спор по Locquin (1984).

В области морфогении высших грибов вклад Локэна связан с разработкой морфогенетических рядов грибных спор (илл. 43) и карпофоров асковых, базидиальных и несовершенных грибов (илл. 44). К решению вопросов в этой области он подходил с абстрактно-геометрических позиций, однако такой подход оказался вполне способен описать ту сторону формообразовательного процесса, которая обозначена нами как планиморфогенез.

Труды Локэна получили широкое распространение вне пределов Франции, что наблюдается достаточно редко.



Илл. 44. Морфогения грибных спороношений по Losquin (1984). Тренды читаются слева направо.



Илл. 45. Х. Клеменсон.

Хайнц Клеменсон — Н. Clémentson (род. 5.06.1935). (Илл. 45). Швейцарский исследователь, являющийся классиком и активно работающим в области микологии нашим современником. Он внес крупный вклад в цитологию, плектологию, биологию развития и таксономию гименомицетов (в частности, агарикоидных грибов). Этим ученым был разработан также ряд техник микроскопии и микротомии применительно к различным стадиям развития примордия гименомицетов, а также их ризоморф.

Родом из Биеля, Клеменсон в 1955 г. закончил Бернский университет. Его диссертация (1964 г.) была посвящена физиологии зеленых водорослей. С 1964 по 1966 гг. молодой PhD стажировался в

Иллинойском университете (США), изучая биохимические аспекты люминисценции фотобактерий и динофлагеллят.

С 1966 по 1968 гг. он переезжает в университет Миссури, где ведет альгологические исследования и летние полевые практики студентов на биологической станции в Мичигане. В 1968 г. возвращается в Швейцарию и вся его дальнейшая деятельность связана с университетом г. Лозанны, где он читает лекции по криптогамной ботанике и ведет интенсивные исследования коккоидных зеленых водорослей, а позднее также и агарикоидных грибов. В 1977 г. Клеменсон получает звание профессора, а с 1983 г. становится заведующим ботаническим отделом.

Хорошее знание филаментарных таллофитов с неизбежностью приводит Клеменсона к углубленному изучению мира высших грибов как наиболее наиболее диверсифицированной их группы.

Основной вклад Клеменсона в морфологию высших грибов связан с созданием капитального труда «Анатомия гименомицетов» («Anatomie der Hymenomyceten»), увидевшего свет в 1997 г. (Cléménçon, 1997). Этот труд получил широкую известность благодаря дополненному англоязычному переизданию в серии «Bibliotheca mycologica» (Cléménçon, 2004) (на английский язык книга переведена супругами Вэлери и Эрнстом Эмметами).

Этот впечатляющий по масштабам труд посвящен обобщению в области описательной и сравнительной морфологии гименомицетов. Он был закончен ровно 20 лет спустя после выхода «Общей и структурной микологии» Марселя Локана (Locquin, 1984) и во многом систематизирует то новое, что накопилось в этой области за минувшие два десятилетия.

Первая глава этой книги («Базовые понятия») посвящена ограничению объекта исследований и краткому изложению широко известных сведений о жизненных циклах и основных морфологических структурах высших базидиомицетов. Любопытные данные приводятся в последнем разделе этой главы, посвященном полиплоидии. Эти данные до определенной степени подтверждают тезис о большой роли полиплоидизации, мгновенно создающей барьеры репродуктивной изоляции, в процессах видообразования у грибов.

Глава «Гифы гименомицетов» представляет очерк цитологии и морфологии грибных филаментов. Цитологический раздел главы построен хрестоматийно: в нем последовательно затрагиваются вопросы тонкой организации клеточной стенки, долипорового аппарата, кратко рассматриваются цитоплазма и деление ядра. Некоторые сведения, приводимые в этом разделе, устарели. Так, послед-

ние исследования нивелировали различие между приводимыми Клеменсоном понятиями «ассоциированной с ядром органеллы» («nucleus associated organelle») и полярных телец веретена («spindle pole bodies»). Представления Клеменсона о том, что митохондрии, как и ядра, передаются при соматогамии из клетки-донора в клетку-реципиент, были скорректированы недавними исследованиями, согласно которым чаще всего эти органеллы не передаются, и уж по крайней мере во всех случаях сохраняются только по линии клетки-реципиента.

В морфологическом разделе главы рассматриваются различные типы гиф — генеративные, модифицированные (скелетные или волокновидные — «fibre hyphae», связывающие — «binding hyphae», поддерживающие или скелетоидные — «supporting hyphae», «skeletoid hyphae»), а также запасающие, физиогафы (создутыми клетками), желатинизирующие и секреторные гифы. Рассмотрение последнего типа гиф, известных отечественным специалистам как глеоплероидные гифы, лактициферы и олеиферы, автор сопровождает терминологической ревизией. Содержимое этих гиф, в зависимости от структуры и степени вакуолизации цитоплазмы, Клеменсон делит на гидроплеру (содержимое гомогенное), гетероплеру (содержимое сильно вакуолизировано) и тромбоплеру (содержимое с гетерогенными, часто продольно-волокнистыми сгущениями), а сами гифы соответственно именуется гидроплероидными, гетероплероидными, тромбоплероидными.

Глава «Мицелий» посвящена подробному описанию вегетативного тела гименомицетов. Клеменсон различает первичный (гомокариотический), вторичный (ди- и гетерокариотический — субстратный, имеющий радиальный рост) и третичный (воздушный, формирующий базидиокарпы, ризоморфы, склероции) мицелий. Интересен подраздел, посвященный динамике роста мицелия. Около 20 страниц посвящено описанию и иллюстрации различных типов ризоморф. В этой главе описываются также различные типы специализированных апикальных клеток, развивающихся на мицелии (эхиноцисты, стефаноцисты), мицелиальных цистид (*Hericiaceae*) и базидий (*Trechispora*, *Xenasma*).

Глава «Митоспоры гименомицетов» затрагивает основные типы митоспор, продуцируемых гименомицетами, — артроконидии, хламидоспоры, бластоконидии (в узком смысле), аннелоконидии, а также многоклеточные фрагменты гиф, выступающие иногда в качестве грибных пропагул.

Глава «Базидии и базидиоспоры» до определенной степени контрастирует с описательной направленностью книги, поскольку затрагивает вопросы теоретической морфологии в части, касающейся базидиальной морфогении. Область вокруг каждого гаплоидного ядра базидии вне зависимости от того, ограничена она собственной стенкой, как у фрагмобазидиомицетов, или нет, Клеменсон именует «гаплоцитом», являющимся, согласно автору, эквивалентом «первичной мейоспоры». Стеригмы Клеменсон интерпретирует как «нити прорастания» («germination hyphae») первичных мейоспор, а собственно базидиоспоры (баллистоспоры) — как «вторичные мейоспоры». Эволюция базидий, считает автор, шла по линии редукции «нитей прорастания» и исчезновения стенок между «гаплоцитами» — от *Pseudohydnum*-типа (фрагмохиастобазидия, стеригмы длинные), через *Myxarium*- (стеригмы короткие) и *Tremellodendropsis*- (септы исчезающие) типы к *Agaricus*-типу (стеригмы короткие, холобазидия). Следует отметить, что такая сравнительно-морфологическая характеристика дана автором лишь для хиастобазидиального ряда, однако в отношении стихобазидиальных грибов ничего принципиально не меняется, и интерпретация Клеменсона в общем выглядит хорошо обоснованной. Некоторое возражение вызывает лишь позиционирование «гаплоцитов» в качестве самостоятельных морфологических единиц, по крайней мере в случае с холобазидией. Интерпретация стеригм как «нитей прорастания» заслуживает внимания — установленные факты пролиферации (и даже пролификации) базидий в условиях влажной камеры вроде бы свидетельствуют в ее пользу. Однако следует помнить, что базидиспора, стеригма и базидиальное тело связаны единой и, до отделения базидиоспоры от стеригмы, непрерывной клеточной стенкой, т. е. спорогенез у базидиомицетов носит в основе холобластический, а не энтеробластический, как получается по Клеменсону, характер. Базидию можно охарактеризовать как весьма продвинутый тип тетраспорангия, в котором степень координации частей и их подчиненности целому наиболее высока, в связи с чем абстрактное рассмотрение его элементов малопродуктивно.

Помимо типов базидий в данной главе большое внимание уделено тонкой структуре спородермы, изучению которой автор посвятил много времени. Наибольшее внимание уделено слою, именуемому Клеменсоном «миксокориумом», который представляет собой как раз остаток стеригматической стенки и больше известен отечественным морфологам под названием перины, а электронным

микроскопистам как «слой b—a» (два других слоя — экзина «В—А» и интина «С» представляют соответственно собственно споровую стенку и париетальную структуру спороплазмы). Генезис этих слоев отражен у Клеменсона не очень четко, в связи с чем данный раздел не характеризуется той широтой обобщений, какой свойственен соответствующему разделу работы Локэна.

Глава «Цистиды, псевдоцистиды и гифиды» затрагивает вопросы разнообразия цистидиальных органов гименомицетов. Автором дается также собственная классификация цистид, среди которых выделяются следующие группы: 1) дейтероцистиды (цистиды, заполненные гетероплазмой; к ним относятся различные типы хриз- и глеоцистид), 2) алетоцистиды (цистиды с гомогенным содержимым); к ним относятся астеро-, хало-, лампро-, лепто-, лио-, орнато-, скопулоцистиды, метулоиды, щетинки) и 3) псевдоцистиды, представляющие выходящие в гимений специализированные гифальные элементы (гетеро-, скелето- и септоцистиды). Многие приводимые Клеменсоном типы алетоцистид, с трудом могут быть упорядочены в качестве понятий одного ряда. Например, более естественной нам представляется дихотомия «лептоцистиды (тонкостенные цистиды) — метулоиды (толстостенные цистиды)». Частным случаем лептоцистид являются хало- (с «нимбом» смолистого эксудата) и лагеноцистиды (с шиловидно вытянутым апексом), в то время как частным случаем метулоидов являются лампроцистиды (инкрустированные толстостенные цистиды) и щетинки (последние чаще всего имеют вообще псевдоцистидиальную природу). Что касается септоцистид, то не все из них принадлежат к классу псевдоцистид. У некоторых видов (например, из рода *Phanerochaete*) септированными являются лептоцистиды.

Глава «Топография пигментов» представляет очерк пространственной локализации пигментов гименомицетов. Рассмотрены основные группы пигментов — внутриклеточные (вакуолярные, плазматические), париетальные (интрапариетальные, эпипариетальные) и пигменты траматической внеклеточной локализации.

Глава «Клубеньки, склероции и псевдосклероции» посвящена описанию локальных мицелиальных образований плотной текстуры. В морфологическом и функциональном плане эти образования не представляют единства. «Клубеньки», характерные для представителей рода *Bulbillomyces* и некоторых видов рода *Sis-totrema*, представляют собой ни что иное, как спородохии, на которых развивается конидиальное спороношение этих грибов.

Глава «Базидиомы» является центральной в этой работе. Она посвящена очерку морфологии и плектологии плодовых тел гименомицетов и включает сведения исторического характера, классификацию морфотипов базидиом, описания формы и структуры гименофора, особенностей медуллярной части различных типов базидиом, а также разнообразия их кортикальных образований. Здесь Клеменсон дает оригинальную классификацию типов гимения. Гимений многих дрожалковых и некоторых кортициоидных грибов, основу которого составляет гифидиальный матрикс с закладывающимися в нем одиночными пробазидиями, Клеменсон вслед за Лемке (Lemke, 1964) именует катагимением. Катагимению Клеменсон противопоставляет два других типа гимения, сформированного преимущественно базидиями, — стелогимений (неплотный гимений, формируемый одиночными — некластеризованными — базидиями, характерный, например, для кортициоидного гриба *Intextomyces contiguus*) и эугимений (гимений, формируемый базидиальными кластерами). Последний тип гимения, в зависимости от плотности базидиальных кластеров и наличия или отсутствия выраженного субгимениального слоя, автор подразделяет на тилайогимений («tilaiohymenium» — базидиальные кластеры прилегают друг к другу неплотно, отчего гимений прерывистый: *Botryobasidium*, *Botryohypochnus*...), лептогимений [базидиальные кластеры сближены плотно и гимений в виде сплошного пелликулярного (без выраженного субгимения) слоя: *Athelia*, *Leptosporomyces*...] и ауксогимений (гимений в виде сплошного слоя с утолщенным субгимением — *Agaricus*, *Boletus*, *Amanita* и др.). Вероятно, специалистами по кортициевым грибам классификация Клеменсона будет взята на вооружение.

Для агарикологов представляет интерес расширенная Клеменсоном классификация типов трамы гименофора. В зависимости от типов гиф, которыми сформирована трама, и преимущественной направленности их роста автор намечает три основных классификационных ряда: 1) иррегулярный (иррегулярная, двунаправленная, смешанная и субцеллюлярная трама), 2) субрегулярный (субрегулярная, регулярная, дивергентная и пахиподидальная трама) и 3) акрофизалидный (физало-иррегулярная, трабекулярная, билатеральная и инвертная трама).

Глава «Карпогенез» раскрывает содержание предыдущей главы в описательно-онтогенетическом аспекте. Рассмотрен морфогенез кортициоидных, стереоидных, мукронеллоидных и цифеллоидных, клавариоидных, кантареллоидных, полипороидных, агари-

коидных и болетоидных грибов. Материалом для главы послужили результаты морфологических исследований Буадэна, Эриксона и Ривардена, Корнера и Рейндерс, а также богатый собственный опыт автора.



Илл. 46. Типы развития агарикоидных базидиом по Clémencep (2004).

Попытки свести морфогенетические закономерности, проявляющиеся в различных группах, к единым основаниям (например, в свете модульной теории) в данной работе не предпринимается. Отсюда вытекают некоторые дискуссионные моменты. Например, уподобление Клеменсоном морфогенеза мукронеллоидных и цифеллоидных плодовых тел на основании внешних аналогий — их слабой морфологической расчлененности, «положительного геотропизма» и наличия рецептакула, встречает серьезные возражения: цифеллоидные базидиомы являются резупинатными (перевернутыми) с четко дифференцированными гимениальной и абгимениальной поверхностями, в то время как мукронеллоидные базидиомы являются ортотропными, агеотропичными и изначально лишены зачатков абгимениального слоя (Змитрович, 2006б).

Раздел, посвященный онтогенезу агарикоидных базидиом, является оригинальным: он обобщает многолетние исследования автора в этой области (см. илл. 46).

Глава «Ассоциации гименомицетов с другими организмами» несколько отклоняется от основного содержания монографии. В ней рассматриваются бактерии, живущие в базидиомах гименомицетов, ассоциации гименомицетов с цианобактериями и зелеными водорослями, мхами и печеночниками. Автор отдельно рассматривает гименомицеты, паразитирующие на водорослях (*Athelia epiphylla*, *A. arachnoidea*) и базидиолишайники (*Dictyonema*, *Multiclavula mucida*, *M. vernalis*, *Lichenomphalia umbellifera*). Однако лишь в случае с диктионемой микобионт получает качественно новую морфологическую определенность, в то время как мультиклавулы и омфалины остаются морфологически идентичными свободноживущим представителям соответствующих родов. Большую познавательную ценность представляет приводимый в этой главе обзор родов бриофильных агарикоидных грибов: *Chromocyphella* (2 вида), *Crepidotus* (2), *Entoloma* (12), *Galerina* (52), *Gerronema* (6), *Hypholoma* (4), *Leptoglossum* (15), *Mniopetalum* (2), *Omphalina* (4), *Rickenella* (6 видов).

В этой же главе приводится морфологическая классификация микориз. Автор различает перимикоризу (сеть Гартига и интрацеллюлярные гифы отсутствуют), эктомикоризу (сеть Гартига имеется, интрацеллюлярные гифы отсутствуют), эктэндомикоризу (сеть Гартига и интрацеллюлярные гифы имеются) и эндомикоризу (интрацеллюлярные гифы имеются, сеть Гартига отсутствует). Заканчивает эту (заключительную) главу любопытный раздел о гименомицетах, развивающихся в термитниках и муравейниках.

Жанр этого капитального труда Клеменсона определить достаточно сложно: книгу с полным правом можно причислить и к очень хорошим учебным пособиям, и к монографиям, требующим критического изучения специалистами, — два редко совместимых качества. Ее значение в современной ситуации, когда сиквенсы отдельных генов считаются многими систематиками чуть ли не важнее планов строения организмов, переоценить трудно.

Клеменсон работает и в наши дни. Все, интересующиеся морфологией гименомицетов, ожидают очередных обобщений этого ученого, а также переизданий созданного им руководства, обогащенного новыми данными и идеями.

2. Краткий обзор эпоморфологических систем высших грибов

Понятие о жизненных формах организмов было впервые употреблено для высших растений с целью их классификации по признакам, характеризующим связь со средой. Историки экоморфологической классификации растений обычно называют основателем этого направления Теофраста («Исследование о растениях»), хотя концептуальное наполнение оно получает лишь в XIX столетии, когда жизненные формы стали дифференцировать от таксономических категорий и появились первые системы жизненных форм растений (Kern, 1863; Warming, 1884; Drude, 1887), авторы которых учитывали только «приспособительные» признаки и исключали «организационные», внешне не связанные с факторами окружающей среды.

Первую развернутую экоморфологическую систему организмов дает Гамс (Gams, 1918). В основу своей системы этот ученый кладет характер отношения организмов с субстратом (эфаптоменон, ризуменон, планоменон), дислокацию пропагул и органов перезимовки, а также характер питания. Грибные организмы в этой системе были отнесены в основном к типу ризуменон класса гетерогеофитов в рамках подклассов сапрогеофитов и парагеофитов, но также распределены между классами эндофитов, эндосапрофитов, эндопаразитов типа эфаптоменон, а также бриохамефитов типа ризуменон (лишайники).

В первой трети XX в. появляются развернутые системы жизненных форм лишайников (Frey, 1923; Hilitzer, 1925; Ochsner, 1928; Schulz, 1931), характерной особенностью которых становится использование в системе таксономических названий родов, наиболее ярко характеризующих выделяемые по типу морфологического строения слоевища жизненные формы (*Usnea*-тип, *Lobaria*-тип, *Umbilicaria*-тип и т. п.).

Подобного подхода к выделению жизненных форм у базидиальных грибов придерживается Пармасто (1965), принимающий за подразделения экоморфологической системы старые искусственные таксоны, выделенные Э. Фризом (*Poria*, *Odontia*, *Phellinus laevigatus*...). Пармасто отмечает «специфику» содержания понятия жизненной формы у грибов, сводящуюся к следующим положениям: 1) жизненные формы грибов проявляются в строении плодовых тел, тогда как у цветковых растений — в строении вегетативных органов; 2) эволюция жизненных форм и систематических групп у грибов связаны между собой теснее, чем у цветковых растений; 3)

жизненная форма у грибов больше, чем у цветковых растений, зависит от конкретных экологических условий, т. е. является более лабильной; 4) в связи с четкой субстратной приуроченностью жизненные формы у грибов менее связаны с ценозом в целом, нежели жизненные формы цветковых растений; и 5) проблемы жизненных форм у грибов связаны не столько с проблемами геоботаники (как это имеет место у цветковых растений), сколько с проблемами экологии, эволюционной морфологии и учения о виде. Подходы Э. Пармасто демонстрируют намечающийся среди ботаников после работы Шмида (Schmid, 1963), предложившего рассматривать учение о жизненных формах растений в качестве особого отдела морфологии растений (эпиморфологии), важный сдвиг в понимании *жизненной формы как аспекта таксона*. Утверждение, содержащееся в 5-м тезисе Пармасто, следует уточнить. В работе Е. Н. Синской (1948), посвященной в основном цветковым травянистым растениям, был вскрыт их широчайший экотипический полиморфизм, который данной исследовательницей был проанализирован именно в *эволюционно-морфологическом* разрезе.

Эволюционно-морфологический подход к пониманию жизненной формы у грибов был развит в работах М. А. Бондарцевой, которые являются основополагающими в данной области.

В работе 1963 г. автор (Бондарцева, 1963) анализирует анатомические особенности плодовых тел трутовых грибов (в частности, тип гифальной системы) и приходит к выводу, что они должны рассматриваться как элементы характеристики жизненных форм грибов. Таковы исходные позиции этого автора, которые, очевидно, сходятся с «новой линией», заявленной в работах Шмида—Пармасто. Дальнейший цикл работ данного автора можно характеризовать как переход на фундаментальные позиции Варминга—Серебрякова, затем конкретизацию системы жизненных форм и, наконец, возвращение к концепции Шмида—Пармасто.

В работе 1972 г. формулируются общие принципы построения системы жизненных форм грибов, а именно — необходимость учета приспособления грибов к субстрату, к условиям спорообразования и распространения спор (т. е. среды, в которой освобождаются споры и основные типы защиты органов спороношения до полного созревания спор) (Бондарцева, 1972).

В 1974 г. автором предлагается оригинальная система жизненных форм базидиальных грибов (Бондарцева, 1974, стр. 30—31):

АЭРОАКСИЛОМИЦЕТЫ

На опавших листьях и сухих стеблях травянистых растений

Гимноспоровые незащищенные: *Clavariaceae*

Гимноспоровые защищенные: *Polyporaceae, Agaricaceae*

АЭРОКСИЛОМИЦЕТЫ

На живых деревьях и мертвой древесине различной степени разрушения

Гимноспоровые незащищенные: *Tremellaceae, Corticiaceae* и другие семейства с гладким, сетчатым, складчатым, шиповатым или морщинистым гименофором

Гимноспоровые защищенные: *Polyporaceae, Agaricaceae*

Геммиангиоспоровые: *Agaricaceae, Polyporaceae (Cryptoporus volvatus)*

АЭРОМИКОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые незащищенные: *Corticiaceae*, некоторые *Hydnaceae* s. l.

Гимноспоровые защищенные: *Polyporaceae, Agaricaceae*

АЭРОМИКОРИЗОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые защищенные: *Boletaceae, Agaricaceae*

Геммиангиоспоровые: *Agaricaceae*

АЭРОГУМУСОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые незащищенные: *Lachnocladiaceae, Corticiaceae, Clavariaceae, Hydnaceae* s. l., *Thelephora terrestris*

Гимноспоровые защищенные: *Boletaceae, Agaricaceae, Cantharellaceae, Coltricia perennis*

Геммиангиоспоровые: *Agaricaceae, Gasteromycetes*

Ангиоспоровые: *Gasteromycetes*

АЭРОКОПРОМИЦЕТЫ

Гимноспоровые защищенные: *Agaricales*

Геммиангиоспоровые: *Agaricales*

ГЕОГУМУСОМИЦЕТЫ

Ангиоспоровые: *Gasteromycetes*.

В позднейшей работе М. А. Бондарцева (Bondartseva, 1993) дает более дробное экоморфологическое подразделение групп аэромицетов в зависимости от продолжительности существования и типа развития базидиомы:

ОДНОЛЕТНИЕ, ЗИМУЮЩИЕ

Резупинатные:

гименофор от гладкого до сетчатого (*Corticium, Cytidia, Serpula...*);

гименофор шиповидный (*Schizopora, Hyphodontia...*);

гименофор трубчатый (*Trechispora mollusca...*)

Латерально-прикреплённые:

гименофор от гладкого до сетчатого (*Laxitextum bicolor*, *Merulius tremellosus*...);

гименофор шиповидный (*Steccherinum ochraceum*...);

гименофор трубчатый (*Polyporaceae* s. l.)

Прямостоячие:

гименофор гладкий (*Sistotrema confluens*...);

гименофор шиповидный (*Hydnaceae*, *Bankeraceae*);

гименофор пластинчатый (*Agaricales* s. l.)

МНОГОЛЕТНИЕ

Резупинатные:

гименофор гладкий (*Xylobolus*);

гименофор трубчатый (*Phellinus laevigatus*...)

Латерально-прикрепленные:

гименофор гладкий (*Stereum*...);

гименофор трубчатый (*Fomes*, *Phellinus*...)

Прямостоячие:

Гименофор гладкий (*Cotylidia*...).

Таким образом, если в системе 1972 г. автор довольно резко противопоставляет жизненные формы таксономическим группам, то впоследствии, по мере конкретизации системы жизненных форм, последняя начинает приближаться к системе таксонов (хотя и не становится полностью тождественной ей).

В 1974 г. систему жизненных форм грибов-макромицетов предлагает также Б. П. Васильков (1974). Целью изучения жизненных форм грибов данный автор считает познание «общебиологических процессов, приводящих к образованию сходных форм в различных, иногда совершенно удаленных систематических группах», а также выявление «структуры синузий растительных сообществ» (I. с., стр. 40).

В итоге пространного обсуждения принципов выделения жизненных форм у грибов автор дает следующий вариант системы:

I. ПОДЗЕМНЫЕ ГРИБЫ

II. НАЗЕМНЫЕ ГРИБЫ

1. Клубневидные (ряд морфологических подразделений)
2. Корковидные (ряд морфологических подразделений)
3. Блюдцевидные

4. Уховидные
5. Бокальчатые (со склероцием/без склероция)
6. Трубовидные (со склероцием/без склероция)
7. Булавовидные
8. Ветвистые
9. Шляпковые (ряд морфологических подразделений)
10. Шляпконожковые (ряд морфологических подразделений)

III. ДЕРЕВООБИТАЮЩИЕ ГРИБЫ

А. Однолетние

1. Шаровидные
2. Войлочные
3. Корковидные (ряд морфологических подразделений)
4. Полуотогнутые (ряд морфологических подразделений)
5. Шляпковые (ряд морфологических подразделений)
6. Шляпконожковые
 - а. Пучкообразные
 - б. Одиночные (ряд морфологических подразделений)

Б. Многолетние

1. Распростертые
2. Полуотогнутые
3. Шляпковые
 - а. Сидячие (ряд морфологических подразделений)
 - б. С боковой ножкой

IV. ГРИБЫ — ГЕРБОФИЛЫ, БРИОФИЛЫ, МИКОФИЛЫ

1. Шляпковые
2. Шляпконожковые (ряд морфологических подразделений).

Система жизненных форм грибов Василькова по духу лежит близко к линии Шмида—Пармасто, будучи детализированной, в основе *морфологической*, системой, хотя верхние этажи выстроенной Васильковым иерархии являются ни чем иным, как экологическими группами. Обращает на себя внимание «дублирование» морфотипов в ряде базовых подразделений системы, что неизбежно на таком уровне абстрагирования.

Н. С. Голубковой (1974) принадлежит оригинальная система жизненных форм лишенизированных грибов Антарктиды, на деле выходящая за узорегиональные рамки. В этой же работе автором рассматривается распределение выделяемых жизненных форм по субстратам, местообитаниям, указывается их распространение по

территории материка и степень участия в растительном покрове. Ниже приводится конспект данной системы.

Жизненные формы антарктических лишайников:

А. КОРКОВЫЕ

I. ОДНООБРАЗНО-КОРКОВАЯ

1. Лепрозная
2. Плотнокорковая

II. ДИМОРФНАЯ

1. Фигурно-прототаллусовая
2. Фигурно-слоевидная

III. КУСТИСТОПОДОБНАЯ

Б. ЛИСТОВАТЫЕ

I. ПЛАСТИНЧАТАЯ ГОМФОВАЯ

II. ЛОПАСТНАЯ РИЗОИДАЛЬНАЯ

В. КУСТИСТЫЕ

I. ПРЯМОСТОЯЧАЯ

1. Дернинно-кустистая
 - а. Псевдогомфовая
 - б. Прототаллусовая
 - в. Ризоидальная
2. Выростовидная

II. СТЕЛЮЩАЯСЯ

1. Нитевидная
2. Корковидная

В представленной системе можно видеть удачное сочетание в классификации форм роста (= тектоморф — *авт.*), на основе которых производится базовое разведение жизненных форм, и макроформы слоевищ (= стиломорф — *авт.*), на основе которых выделяются собственно экоморфологические единицы. В принципе эта система допускает дальнейшее дробление (вплоть до *Parmelia—Lobaria...*-типов), хотя, следует подчеркнуть, что сам автор принципиально не пользовался при построении своей системы латинской номенклатурой.

Из последующих работ, где затрагиваются проблемы экоморфологической классификации грибов, следует упомянуть уже

рассматривавшийся в первой главе труд Ю. Г. Алеева «Экоморфология» (1986), в котором лишенизированные грибы были отнесены к порядкам «легогигробазоадсон» и «статогигробазоадсон»³⁵, а нелишенизированные грибы — к порядку «монобазоэфаптоадсон»,³⁶ монографию И. В. Каратыгина «Коэволюция грибов и растений» (1993), где жизненные формы грибов соответствуют типу морфологической структуры вегетативного тела (илл. 5), статью И. М. Мирабдуллаева «О происхождении и положении грибов в системе органического мира» (1994), в которой само понятие грибов трактуется как «жизненная форма», подразделяющаяся в свою очередь на «дрожжевидную», «мицелиальную» и «хитридиальную» формы, а также статьи С. П. Арефьева (2003) и Д. В. Леонтьева и А. Ю. Акулова (2004), на которых следует остановиться подробнее.

Работа С. П. Арефьева (2003б), именуемая «Система афиллофороидных грибов в зеркале экологии», посвящена попытке сближения экологического и филогенетического подходов в систематике деревообитающих афиллофороидных грибов. С этой целью автор проводит экологическую ординацию грибов *Betula*-комплекса³⁷ в системе 4-х ведущих факторов — 1) жизненное состояние древесного субстрата, 2) гидротермический режим внешней среды, 3) размер субстрата и 4) место вида в сукцессионном ряду разложения древесины. Изученные автором виды ординированы в форме гиперпространственной матрицы, каждая ячейка которой соответствует уникальному сочетанию экологических факторов, «модальной экологической нише» вида. Экологическая и (как правило) филогенетическая близость видов определяется их нахождением в смежных ячейках слоя, либо в супротивных ячейках других слоев матрицы (что устанавливается при проецировании слоев друг на друга).

На основе данной матрицы, выделяя внутри нее линии иррадиации и произвольно задаваемые «каналы», Арефьев проводит «экологическое представление таксонов», для обобщенной характеристики которых он использует термин «экотип» как «экологиче-

³⁵ Термины отражает такие особенности этих организмов как автотрофный адсорбтивный способ питания, и прикрепленный образ жизни — с распростертым (легогигробазоадсон) или приподнимающимся (статогигробазоадсон) вегетативным телом.

³⁶ См. сноску 5.

³⁷ Данный консортивный комплекс рассматривался автором как «фрактал микобиоты, с достаточной степенью подобия отражающий общие черты ее организации» (Арефьев, 2003, стр. 6).

скую параллель» морфотипа систематиков. С учетом того, что экоморфы являют собой морфологический аспект таксона, «эко-тип» Арёфьева вполне синонимичен «морфотипу» морфологов и систематиков, и по сути представляет собой *стиломорфу*. Следует подчеркнуть, что вся работа цитируемого автора направлена, в общем-то, как раз на *раскрытие этого тождества*. Автором вводится также понятие «протоэкотип», определяемое как «вид, предположительно близкий к эволюционно исходному экотипу таксона» (1. с., стр. 15).

Законченной системы экоморф («экотипов») Арёфьев не предлагает, хотя в ходе обсуждения упоминает экотипы *Trametes*-, *Trichaptum*-, *Inonotopsis subiculosa*-, а также *Physisporinus vitreus* (как «протоэкотип» *Rigidoporaceae*), *Cylindrobasidium evolvens* (как протоэкотип *Stereales*) и *Trametes cervina* (как «протоэкотип» *Coriolales*). Подробная экологическая характеристика видов, даваемая в работе, позволяет заключить, что каждый из них автор рассматривал в качестве самостоятельного экотипа (собственно, этого требует и логика построения матрицы, где каждый вид занимает строго определенную ячейку, которой соответствует уникальное сочетание экологических факторов). Сама по себе матрица Арёфьева может рассматриваться как графически воплощенная экоморфема.

По поводу разрешающей способности представленной модели, как отмечает сам автор, можно дискутировать. Абстрагирование экологической ниши сначала по линии «фрактальности», а затем по линии «модальности», также как «разгрузка» модели за счет некоторых измерений (например, фенологического), дают действительно однозначную, хотя и открытую для определенных уточнений картину. Например, многие активные в неморальной зоне представители рода *Pluteus* (*P. chrysophaeus*, *P. nanus*, *P. semibulbosus*) очевидно попали бы в обсуждаемой матрице в одну «видовую ячейку» («стволовые», «валежниковые», «вторичные» — приуроченные к одной и той же сукцессионной фазе — т. н. *Srepidotetum calolepidis* — и перекрывающимся спектром древесных субстратов (все встречаются на березе), связанные с «нормальными» (сомкнутыми), главным образом, широколиственными лесами, принадлежащие к «ряду» «неморальных гидротермических мезофилов»; об экологии видов этого рода см. Е. Ф. Малышева, 2004). Все перечисленные виды оказываются совмещенными и хорологически — вплоть до уровня ассоциаций, а нередко и парцелл. Очевидно, расхождение упомянутых мелких, «морщинисто-

шляпковых» представителей *Pluteus*, внешне различающихся пигментацией и степенью опушенности шляпки и ножки, происходило путем тонкой экологической дифференциации по режимам инсоляции микроместообитаний, связанным с внутриценотической гетерогенностью, воспроизводящейся во временных масштабах филоценогенеза. Причем, параллельно дифференциации ниш по указанному компоненту, происходило и их вторичное [частичное] перекрывание — за счет экспансии экологически почти равноценных видов в случайным образом освобождающиеся местообитания. В итоге, например, в теневых широколиственниках Жигулей, в одном и том же местообитании и на одном и том же субстрате с равной вероятностью можно обнаружить все перечисленные виды.

Таким образом, ячейки матрицы Арефьева можно рассматривать как жестко соответствующие не столько определенным видам, сколько *экологическим режимам*, которым соответствуют насыщенные³⁸ видовые (экоморфные) «кластеры». Причем, сами эти кластеры во многих случаях не укладываются в одну ячейку целиком, а образуют в соответствующих областях сгущения различной конфигурации (имеющие, как правило, наибольшую концентрацию плотности внутри ячейки).

Внесенное уточнение ни в коей мере не ставит под сомнение выявленную Арефьевым структуру зависимостей. Проекция надвидовых таксонов (в частности, порядков) на матрицу демонстрируют важную закономерность: в большинстве случаев наблюдается диагональное перекрывание таксоном всего «экологического диапазона» матрицы, причем перекрывание большей частью «двуполосное» — парами ближайших экологических аналогов; в некоторых случаях диагональ не полная — разорванная или смещенная на один из полюсов, а ширина полосы варьирует за счет распада некоторых «аналоговых» пар, хотя общий тренд даже в таких случаях просматривается хорошо. Диагональное перекрывание матрицы следует связывать с экологической диверсификацией таксона, сопровождающей его адаптивную радиацию, а сохранение этой тенденции у всех проанализированных таксонов одного уровня должно быть обусловлено конвергенцией, связанной с синхронным освоением адаптивных зон. Некоторые смещения диагональных полос также вполне объяснимы: согласно закономерно-

³⁸ Такое впечатление складывается за счет очень тонкой дифференциации ниш, затеняющейся вследствие вторичного перекрывания по ряду неучтенных компонентов.

сти, вскрытой Е. Н. Синской (1948), по мере изменения комплекса экологических условий, часть таксонов доходит до предела своей изменчивости, после которого замещается ближайшими экологическим аналогами, и это процесс перманентный, так что любой градиентно-ординированный адаптивный полиморфизм можно представить в виде налагающихся, но «свободных» по краям рядов. В этой связи теоретическое значение модели, предложенной Арефьевым представляется нам очень важным.

В заключение своей статьи Арефьев (2003б) отмечает, что при проецировании таксономических систем на экологическую модель единство таксонов достаточно хорошо прослеживается на экологическом уровне; при этом «линия раздела отдельных ветвей на сплошной «экоморфной поверхности» кроны филогенетического древа может быть проведена более или менее точно, но на уровне известных родов, семейств и даже порядков она, как правило, не дробит проекцию ветви на отдельные изолированные фрагменты» (I. с., стр. 41). Последнее, очевидно, возможно в ходе анализа «экоморфного объема» филогенетического древа, который не брался Арефьевым в расчет в силу традиционного противопоставления таксонов экоморфам — противопоставления, которое, во многом трудами самого автора, оказалось нивелированным.

Статья Д. В. Леонтьева и А. Ю. Акулова (2004б) называется «Экоморфема органического мира: опыт построения». Авторы ставили задачей построение максимально прогностичной системы организмов. Такой системой, по их мнению, является система экоморф (экоморфема), полностью освобожденная от непредсказуемого филогенетического компонента (филемы). Предлагая четко разграничить экоморфему и филему, авторы говорят о непоследовательности традиционных систематиков, создающих морфолого-филогенетические системы («гибридемы»). Филогенетическая система (филема), согласно цитируемым авторам, должна строиться исключительно на основе данных молекулярной систематики. Для построения же экоморфемы авторы предлагают свой оригинальный алгоритм.

Экоморфема органического мира, по мнению Леонтьева и Акулова, должна строиться путем корреляции трех классификационных рядов, названных авторами соответственно «репродуктивным», «трофическим» и «градуальным».

Репродуктивный ряд строится с учетом особенностей передачи организмами в ряду поколений генетической информации и выглядит следующим образом:

Cellulata — *Acclulata* («DNA virae» — «RNA virae» — «Viroids» — «Prions» — «?»)

Трофический ряд был построен авторами с учетом особенностей питания организмов:

Animalia (гетеротрофы—фаготрофы) — *Euglenalia* («животные—растения»: автотрофы—фаготрофы)³⁹ — *Vegetalia* (автотрофы—осмотротрофы) — *Viscacia* («растения—грибы»: миксотрофы—осмотротрофы) — *Mycetalia* (гетеротрофы—осмотротрофы) — *Physaralia* («грибы—животные»: гетеротрофы—осмо-фаготрофы)

Градуальный ряд строился авторами по уровню организации живых существ:

Protobionta («физиологически-одноклеточный уровень»: отдельные клетки, колонии, ценобии) — *Mesobionta* («недифференцированно-многоклеточный уровень»: ложно-многоклеточные, сифональные формы) — *Metabionta* («дифференцированно-многоклеточный уровень»: формы, имеющие ткани и органы)

Путем комбинации «трофического» и «градуального» рядов авторы и выстраивают экоморфему клеточных организмов, где все таксоны, как и в системах таксономистов, имеют латинские названия и группируются (по нисходящей иерархии) в союзы (соответствуют «таксонам» «трофического ряда») — отделения (соответствуют градам «градуального ряда») — подотделения (выделяются по дополнительному критерию подвижности/неподвижности трофонта). Графическим воплощением «экоморфемы органического мира» является круг, поделенный на продольные (грады) и поперечные (трофоморфы) сектора. В части, касающейся грибных организмов, экоморфема Леонтьева и Акулова выглядит следующим образом:

Союз Грибы (*Mycetalia*)

Отделение *Protomycota* (одноклеточные грибы)

Отделение *Mesomycota* (сифональные грибы)

Отделение *Metamycota* (многоклеточные грибы)

³⁹ В это подразделение входят амебOIDные фаготрофные организмы, снабженные пластидами — например, хризамебы, хлорарахниды. Интересно, что автотрофные эвгленовые жгутиконосцы, питающиеся осмотротрофно или имеющие нефункционирующий цитостом, рассматриваются авторами в другом союзе, а именно среди «растений-грибов» (*Viscacia*). Такое терминологическое несоответствие вполне продуманно авторами, поскольку они задаются целью именно развести экоморфологическую и филогенетическую классификации.

Подотделение *Kinetomycotina* (подвижные многоклеточные грибы: пустое)

Подотделение *Statomycotina* (высшие грибы, цестоды, цветковые растения)

Прогностичность (ср. Заварзин, 1974) своей системы авторы видят в «предсказании существующих и несуществующих таксонов». Относительно «пустых» (не соответствующих никаким из реально существующих группам организмов) таксонов своей экоморфемы авторы пишут следующее:

«...Они, вероятно, существовали в прошлом, или могут возникнуть в будущем. Однако ... действительное их существование представляется маловероятным ввиду присущей им внутренней противоречивости, а соответственно — эволюционной “нестабильности”. Если такие формы и возникали когда-то, они быстро меняли экоморфологическую ориентацию, а соответственно — положение в экоморфеме» (1. с., стр. 515).

Следует отметить, что особенности структуры накладывают отпечаток на собственно *экологические* особенности обсуждаемых организмов. «Всасывание питательных веществ всей поверхностью тела» в чистом виде характерно из перечисленных групп организмов только для грибов, в то время как у паразитических цветковых растений для этого существуют специфические *органы*, а у цестод — специализированная эпителиальная *ткань* (причем отнюдь не «растительной» природы). Определенное сходство микротрихий цестод с гифами грибов (с поправкой на цитоморфологический статус обоих типов образований) является результатом *планиморфогенеза*, а планиморфы трудно поддаются рациональной систематизации, если не считать самых общих закономерностей конвергенции.

Прогностичность экоморфемы, на наш взгляд, должна заключаться, прежде всего, в отражении трендов морфогении, т. е. ее построение нуждается в изучении *филогении морфотипов*, трансформации планов строения, морфологической эволюции таксонов. Так, веер «грибных» жизненных форм увязывается с базовым морфотипом — апикально растущей гетеротрофной нитью, веер разнообразнейших форм «гастерозоев» и «энантиозоев» — с гастрულიрованным полихоаноцитойдом.

Как отмечают Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков (1977),

«Эволюционный процесс связан не только с приобретением новых особенностей, не только с расширением возможностей освоения новых адаптивных зон, но и с появлением системы запретов, не позволяющей на данном генотипическом и морфофизиологическом уровне организации осваивать определенные среды... Зная системы запретов, зная направление давления отбора, изучая закономерности эволюции параллельных таксонов в сходных условиях, мы можем с той или иной степенью точности предсказать направление эволюции данной группы» (стр. 199).

Следует заключить, что «освободить» экоморфу от таксона возможно только путем выборочного абстрагирования его адаптивных аспектов — это было понятно еще во времена Серебрякова. Однако при попытке наделить экоморфу, подобно таксону, самостоятельным существованием, исследователь сталкивается с неразрешимой проблемой *объективации экоморфы*, выбора «адекватной размерности» ее абстрагирования. Какая из двух экоморф — Алеева или Леонтьева-Акулова является «истинной»? В принципе, такой же вопрос возможен и при сравнении таксономических систем. Однако в последнем случае сохраняется возможность верификации и координации систем через общепризнаваемый видовой уровень. Объективного же «элементарного» уровня, на котором могут быть скоординированы различные экоморфемы, не существует, поскольку все критерии их построения задаются конкретными «экоморфологическими методологиями» — уровнем абстрагирования адаптивных аспектов классифицируемых организмов и глубиной их синтеза. Наличие же этого уровня в данном случае и не нужно — достаточно помнить, что таксоны и экоморфы — *различные* виды реальности, находящиеся между собой в специфическом соотношении.

Резюмируя данную главу, следует отметить, что развитие взглядов различных авторов на экоморфу у грибов в целом шло по пути восхождения от абстрактного к конкретному. Новейшие исследования привели к пониманию экоморфы как адаптивного аспекта таксона с одной стороны (Арефьев, 2003б), и одновременно (Леонтьев, Акулов, 2004) показали, что абстрагирование экоморфологического аспекта таксона возможно лишь до некоего предела, после которого оно теряет смысл.

Глава 6

Конспект эпиморфологической системы высших грибов

Представленная в данном разделе система является по существу эпиморфологической, хотя в ней просматривается также тектоморфологический аспект кладомного уровня. Это оправдано тем, что *макроформа таллофитов является феноменом второго порядка*, близким, а нередко и идентичным планиморфе, в связи с чем любая эко- и эпиморфологическая система, не учитывающая кладомной морфологии, попросту малоэвристична.

Например, размещение подземного гастеромицета *Protuberata* и подземного аскомицета *Genea* в одном эпиморфологическом таксоне являлось бы оправданным только на первый взгляд: при ближайшем рассмотрении становится очевидным, что эти две эпиморфы скорее — энантиоморфы (коралловидное образование у *Genea* — не что иное как система фертильных каналов, в то время как подобная структура у *Protuberata* — стерильная глеба). В представленной системе эти эпиморфы (на взгляд автора, оправданно) разведены. В некоторых случаях — обычно когда затрагивались различные тектоморфы, сходно трансформированные мощным формообразующим фактором (например, эксципулярной или гимениальной желатинизацией: *Ascotremella* — *Tremella*; *Chondrostereum* — *Auricularia mesenterica*), — «структуральные» разведения таксонов были сложны именно *эпиморфологически*. В таких случаях автор соединял удивительно сходные эпиморфы разных тектоморфных рядов перекрестными отсылками, а когда разведение было вовсе невозможным, «текторморфологически чуждый» элемент соответствующего круга форм отмечался восклицательным знаком. Следует с удовлетворением констатировать, что случаев таких оказалось немного: нами это рассматривается как свидетельство плодотворности «текторморфного» подхода в такого рода классификации.

Проблема классификации конидиальных спороношений высших грибов в данной работе не затрагивается, поскольку она многоаспектна. Здесь отметим лишь, что в принципе конидиальные спороношения могут быть ассоциированы с любой структурой ги-

по- и кладоталлия, однако достаточно часто они ассоциированы со стромами или их дериватами. Иногда конидиальное спороношение развивается внутри перитециев или строматических концептакулов (именуемых в данном случае пикнидами) вместо асков — как правило в виде интегрированных монофиалидных конидиеносцев. Для морфологической систематизации конидиальных спороношений имеет значение характер конидиогенеза (таллический, когда развитие конидий не сопровождается ростом конидиального зачатка и бластический, когда их развитие идет за счет вздутия конидиального зачатка) и особенности конидиеносцев и конидий. В представленном конспекте конидиальные спороношения иногда упоминаются в связи с тем или иным морфотипом сумчатых грибов (все они отмечены звездочкой), но специальной их классификации не представлено.

В представленном ниже обзоре разнообразие стиломорф высших грибов (помечены ромбиками) упорядочено в системе тектоморф различного уровня — начиная от типов структуры и заканчивая морфологическими сериями. Некоторые термины, имеющие преимущественное использование в специальных разделах криптогамной ботаники, выделены разреженным шрифтом и вынесены в предметный указатель. Как уже упоминалось, некоторые параллельные эпиморфы имеют перекрестные отсылки.

I. Прототаллический тип структуры (вегетативное тело одноклеточное — представлено почкующимися клетками и их агрегациями). Дрожжевидный и сифонокладальный морфотипы (*Schizosaccharomycetes*, *Taphrinomycetes*, *Saccharomycetes*, *Ustomycetes*, *Septomycetes*; ср. Ia) — не рассматриваются.

Ia. Прототаллоидный тип структуры (вегетативное тело мицелиальное, плевридии отсутствуют; генеративные структуры закладываются непосредственно на осевых филаментах — *Taphrinomycetes*, *Ustomycetes*, *Heterobasidiomycetes* gr. p., *Homobasidiomycetes* gr. p.) — см. Гл. 2.

II. Паренхиматический тип структуры (клетки вегетативного тела делятся во многих плоскостях — *Laboulbeniales*; *Zodiomyces*) — не рассматриваются.

III. Кладомный одноосевой тип структуры (имеется осевой филамент и плевридии; ось нитчатая ограниченного роста, состоя-

шая из одноядерных клеток, как правило однорядная, в виде рецептакула или ложа; несет аскогониальный и антеридиальные плевридии — *Laboulbeniales*, *Spathulosporales*) — не рассматриваются.

IV. Многоосевой кладомный/гемикладомный тип структуры (осевые филаменты многочисленные, с хорошо развитыми, нередко маскирующими главную ось плевридиями)

а. Сегментоцитный морфотип, аскомицетный цикл (филаменты с одно-многоядерными сегментами, перегородка с центральной порой без валикообразного утолщения; мейоспоры образуются эндогенно по стихальному типу; мейотангии — аски; структура преимущественно кладомная — осевые филаменты и плевридии хорошо дифференцированы; гипоталлий в виде субстратного мицелия или лихенизированный — в форме накипных, листоватых или кустистых талломов; кладоталлий организован в форме а) стром со многими карпоцентрами, б) стром с единственным карпоцентром, в) единичных аскокарпов, г) кластеров аскокарпов; строма и аскокарпы дифференцированы на образованную радиально-расходящимися осевыми филаментами и восходящими плевридиями медуллярно-субикулярную часть и сформированную плотно упакованными плевридиями коровую зону)

1. Асколокулярная серия (облигатно строматические организмы; концептакулы дифференцируются в виде локул внутри стромы; иногда интерлокулярная строматическая ткань частично разрушается и концептакулы преобразуются в псевдотеции; освобождение спор пассивное)

а. Эльсиноидная группа (строма подушковидная с многочисленными, беспорядочно расположенными локулами — т. н. мириотетий)

♦ Эльсиноидная (строма погруженная в ткани хозяина): *Elsinoë*, *Myriangium*...

♦ Кукеллеидная (строма поверхностная, развивается поверх грибных субстратов): *Cookella*, *Uleomyces*.

б. Пармуляриоидная группа (строма щитовидная, уплощенная, с ограниченным числом локул, расположенных, как правило, радиально — т. н. тириотетий): ♦ Пармуляриоидная — *Parmularia*, *Asterina*, *Polycyclus*, **Epithyrium*, **Myxothyrium*...

в. Дотидеоидная группа (строма шаровидная до подушковидной, с одним или несколькими псевдотециями; развивается б. ч. субэпидермально): ♦ Дотидеоидная — *Dothidea*, *Mycosphaerella*, *Pleospora*, *Venturia*, *Cucurbitaria*... Ср. α.2.Б.6—1.

г. Гистериоидная группа (строма вытянутая — веретенковидная или цилиндрическая, вскрывающаяся продольной щелью; субэпидермальная): ♦ Гистериоидная — *Hysterium*, *Lophium*, *Glonium*...

2. Пиреномицетоидная серия (концептакулы дифференцированы в качестве морфологических отдельностей — перитециев, почти полностью окруженных мощной стенкой строматического происхождения — кувшиновидные, грушевидные или шаровидные, нередко с сильно развитым шейковидным выводным каналом, располагающиеся в строме или дезинтегрированные; распространение спор активное)

А. Гипокреоидная инфрасерия (стенка стромы и перитециев некарбонизирована, представлена *textura globulosa* — *epidermoidea*, светлая или яркоокрашенная; стромы мясистые или мягковосковидные)

а. Подостроматоидная группа (стромы булавовидные до шаровидных, развивающиеся на ножковидном рецептакуле)

♦ Подостроматоидная (строма шаровидная): *Claviceps*, *Podostroma*...

♦ Кордицепитоидная (строма булавовидная или цилиндрическая): *Cordyceps*...

б. Гипокреоидная группа (строма подушковидная до распростертой)

♦ Креопиоидная (строма желатинозная, подушковидная): *Creopus*...

♦ Гипокреоидная (строма нежелатинизированная, подушковидная или распростертая, сохраняющаяся после созревания перитециев): *Hypocrea*, *Hypocreopsis*, *Hypomyces*, *Gibberella*...

♦ Нектриоидная (строма нежелатинизированная, подушковидная)

♦♦ Нектриоидная (строма подушковидная, преобразующаяся в кластеры перитециев): *Nectria*...

♦♦ Туберкуляриоидная (стромы [спородохии] выпукло-подушковидные до шаровидных, обычно более 1 мм вел., аски не развиваются): **Tubercularia*, **Aegerita*, **Trimmatostroma*...

♦♦ Коринеоидная (стромы [спородохии] распростерто-подушковидные, мелкие, аски не развиваются): **Coryneum*, **Bactrodesmium*, **Cryptocoryneum*, **Thyrostroma*...

Б. Ксилляриоидная инфрасерия (стенка стромы и перитециев карбонизирована, представлена *textura angularis* — *porrecta*, темноокрашенная; стромы твердые)

а. Ксилляриоидная группа (перитеции выступают за пределы стромы)

♦ Гипоксилоидная (перитеции множественные, строма поверхностная, шаровидная или подушковидная): *Hypoxylon*, *Daldinia*...

♦ Устулиноидная (перитеции множественные, строма поверхностная, корковидная): *Ustulina*, *Hypoxylon* рг. р. ...

♦ Ксилосфероидная (перитеции множественные, строма поверхностная, прямостоячая — булававидная или роговидно-разветвленная): *Xylosphaera*, *Thamnomycetes*...

♦ Нуммуляриоидная (строма полупогруженная, эктострома распростертая, с одиночными или множественными перитециями)

♦♦ Нуммуляриоидная (перитеции множественные): *Nummularia*, *Biscogniauxia*...

♦♦ Розеллиниоидная (строма моноперитециальная): *Rosellinia*, *Phyllachora*...

б. Диатрипоидная группа (перитеции глубоко погружены в строму, с длинной шейкой)

♦ Диатрипоидная (эктострома обширная, шейки перитециев не скупенные): *Diatrype*, *Diaporthe*, *Glomerella*, *Eutypa*, *Cryptospora*, *Endothia*... Ср. α.1.в.

♦ Вальсоидная (эктострома локальная, шейки перитециев скупенные, открывающиеся в объединенные выводные отверстия): *Valsa*, **Cytospora*...

В. Сфероидная инфрасерия (перитеции дезинтегрированные — одиночные или скупенные на рыхлом субикулюме)

а. Сордариоидная группа (перитеции грушевидные, мазедий имеется или отсутствует)

♦ Сордариоидная (перитеции без гифальных придатков, мазедий не формируется): *Sordaria*, *Nectria*...

♦ Хетомииоидная (перитеции с гифальными придатками; апикальный аппарат асков при созревании желатинизируется и расплывается с формированием специальной структуры — мазедия, покрывающей верхнюю часть аскокарпа массу спор, остатков ас-

ков и иногда гифальных элементов): *Chaetomium*, *Zopfiella*, *Lasiobolidium*, **Chaetomella*...

б. Сфериоидная группа (перитеции сферические, мазедий обычно имеется)

♦ Сфериоидная (перитеций без шейки): *Lasiosphaeria*, *Coniochaeta*, *Podospora*, **Rabenhorstia*...

♦ Офиостомоидная (перитеций с вытянутой шейкой): *Ophiostoma*, *Ceratocystis*, **Ceratopycnis* ...

Г. Веррукариоидная инфрасерия (стромы лишенизированы [фотобионты — *Chlorophyta*, *Cyanophyta*], либо развиваются внутри других лишайников)

а. Веррукариоидная группа (слоевище корковое): ♦ Веррукариоидная — *Verrucaria*, *Moriola*, *Epigloea*...

б. Дерматокарпоидная группа (слоевище листовато-чешуйчатое): ♦ Дерматокарпоидная — *Dermatocarpon*...

3. Клейстомицетная серия (строма рыхло-паутинистая или редуцирована; аскокарп полностью замкнутый, вскрывающийся; освобождение спор посредством мазедия)

а. Элафомицетоидная группа (клеистотеции более 1 см вел., развиваются под землей): ♦ Элафомицетоидная — *Elaphomyces*.

б. Эуроциодная группа (клеистотеции менее 1 см вел., с псевдопаренхиматической стенкой, развиваются на поверхности почвы или на растительных и животных субстратах)

♦ Эуроциодная (клеистотеций без гифальных придатков): *Eurotium*...

♦ Эризифоидная (клеистотеций с гифальными придатками): *Erysiphe*, *Podosphaera*, *Sphaerotheca*, *Leveillula*...

в. Таларомицетоидная группа (клеистотеции менее 1 см вел., с рыхлой липсантенхиматической стенкой)

♦ Таларомицетоидная (клеистотеций без ножки, развивается в/на паутинистом сплетении мицелия): *Talaromyces*, *Arachniota*, *Gymnoascus*...

♦ Онигеноидная (клеистотеций на стромоподобной ножке): *Onygena*, *Dendrosphaera*.

4. Дискомицетоидная серия (аскокарп открытый, дифференцированный на гимениальную часть и эксципул [т. н. апотечий] — чашевидный, дисковидный, подушковидный с развитым или редуцированным рецептакулом; освобождение спор активное или пассивное)

А. Леканороидная инфрасерия (слоевище лихенизировано; фикобионты — *Nostocaceae*, *Chroococcaceae*, *Chlorococcaceae*, *Trebouxiaceae*, *Stegonemataceae*, *Trentepohliaceae*; гипоталлий вынесен над субстратом; накипные, порошащие, корковидные, листоватые, кустистые, либо погруженные — эндолитные, эндофлеоидные формы)

а. Калициоидная группа (освобождение спор пассивное; поверхность диска покрыта мазедием)

♦ Калициоидная (слоевище корковое): *Calicium*, *Coniocybe*...

♦ Сферороидная (слоевище кустистое): *Sphaerophora*...

б. Артониоидная группа (освобождение спор активное, апотетии без эксципула и слоевищного края)

♦ Артониоидная (слоевище накипное, слабо развитое, обычно эндофлеоидное): *Arthonia*.

♦ Рочеллоидная (слоевища кустистые или листоватые): *Rocella*.

в. Графидиоидная группа (освобождение спор активное, апотетии с хорошо выраженным собственным эксципулом или слоевищным краем, вытянутые; слоевища накипные): ♦ Графидиоидная — *Graphis*, *Opographa*...

г. Леканороидная группа (освобождение спор активное, апотетии с собственным эксципулом, сидячие)

♦ Леканороидная (эксципул двойной, содержит водоросли [леканоровый апотетий], слоевище накипное, до листоватого, трудно отделимое от субстрата): *Lecanora*, *Lecania*, *Xanthoria*, *Parmelia* рг. р. ...

♦ Пармелиоидная (апотетии леканоровые, слоевище листоватое, хорошо отделимое от субстрата): *Parmelia*, *Hypogymnia* ...

♦ Цетрариоидная (апотетии леканоровые, слоевища кустистолопастные): *Cetraria*...

♦ Уснеоидная (апотетии леканоровые, слоевище кустистое или бородавчатое, свисающее): *Usnea*, *Alectoria* рг. р. ...

♦ Алекториоидная (апотетии леканоровые, слоевище кустистое, стелющееся со множественным закреплением на субстрате; ветви рыхло расположенные или сученные, анастомозирующие): *Alectoria*.

♦ Лецидеоидная (эксципул собственный, не содержит водорослей [лецидеевый апотетий], слоевище накипное, часто лепрозное): *Lecidea*, *Biatora*, *Bacidia*...

♦ Псориоидная (апотетии лецидеевые, слоевище чешуйчатое): *Psora*...

♦ Кладиноидная (апотеции лецидеевые, первичное слоевище чешуйчатое, вторичное [подеции] — кустистое, прямостоячее): *Cladonia* sect. *Cladina*, *Stereocaulon*, *Ramalina*...

♦ Кладониоидная (апотеции лецидеевые, первичное слоевище чешуйчатое, подеции воронковидные, иногда со сцифоидной пролиферацией, прямостоячие): *Cladonia* sect. *Cladonia*.

♦ Умбиликариоидная (апотеции лецидеевые, гиروفороидные [складчатые], слоевище листоватое, прикрепляющееся к субстрату посредством гомфа): *Umbilicaria*, *Omphalodiscus*...

д. Пертузариоидная группа (апотеции с редуцированным эксципулом, полупогруженные или погруженные в вегетативное слоевище): ♦ Пертузариоидная — *Pertusaria*.

Б. Пецицоидная инфрасерия (слоевище не лихенизировано; гипоталлий скрыт в субстрате или, кроме того, формирует поверх субстрата паутинистый налет)

а. Пецицоидная группа (плодовое тело более 1.5 см вел., восковидно-мясистое, с рудиментарной ножкой, симметрично или асимметрично чашевидное до дисковидного)

♦ Пецицоидная (плодовое тело симметричное, чашевидное до кувшиновидного, иногда слегка рассеченное): *Peziza*, *Sarcosphaera*, *Tarzetta*, *Sepultaria*, *Pseudoplectania*...

♦ Дисциноидная (плодовое тело симметричное, распростертое — блюдцевидное до вывернуто-блюдцевидного): *Discina*, *Discotis*, *Paxina* gr. p., *Caloscypha*, *Rhizina*, *Plicaria*...

♦ Отидеоидная (плодовое тело асимметричное — чашевидное, кувшиновидное, уховидное, часто рассеченное на лопасти): *Otidea*, *Peziza* gr. p. ...

б. Саркосцифоидная группа (плодовое тело более 1.5 см вел., мясисто-восковидное, дифференцировано на чашевидно-вогнутую шляпку и отчетливо выраженную стерильную ножку; гимений на верхней — вогнутой поверхности «шляпки»)

♦ Саркосцифоидная (эксципул бархатисто- или ворсисто-опушенный): *Sarcoscypha*, *Leptopodia*...

♦ Циатиподиоидная (эксципул гладкий): *Cyathipodia*, *Helvella* gr. p., *Paxina* gr. p., *Aleuria* gr. p.

в. Морхеллоидная группа (плодовое тело более 1.5 см вел., мясисто-восковидное, дифференцировано на выпуклую фертильную шляпку и стерильную ножку; гимений открытый, покрывающий верхнюю поверхность шляпки)

♦ Морхеллоидная (шляпка симметричная, конически-яйцевидная, с регулярно-ячеистой поверхностью и приросшим к ножке краем): *Morchella*, *Mitrophora*...

♦ Верпоморхеллоидная (шляпка симметричная, колокольчато-цилиндрическая, с радиально складчато-ячеистой поверхностью и свободным краем): *Verpa*, *Ptychoverpa*.

♦ Гиромитроидная (шляпка асимметричная, мозговидной формы, с нерегулярно-складчатой поверхностью и приросшим краем): *Gyromitra*.

♦ Гельвеллоидная (шляпка асимметричная, нерегулярно-лопастная, гладкая или складчатая, со свободным краем): *Helvella*...

г. Алеуриоидная группа (плодовое тело менее 1.5 см вел., восковидное, с рудиментарной ножкой, чашевидное, блюдцевидное или дисковидное)

♦ Алеуриоидная (плодовое тело блюдцевидное, сидячее, эксципул и край без опушения): *Aleuria*, *Peziza* рг. р., *Pachyella*, *Psilopeziza*...

♦ Лейкосцифоидная (плодовое тело чашевидное, сидячее, эксципул и край с густым беловойлочным опушением): *Leucoscypha*.

♦ Гумариоидная (плодовое тело чашевидное, сидячее или с достаточно выраженной ножкой, эксципул и край с густым буро-войлочным опушением): *Humaria*, *Trichophaea*, *Rutstroemia* рг. р...

♦ Скutelлиниоидная (плодовое тело блюдцевидно-дисковидное, сидячее, эксципул и край опушены редкими темными ресничками): *Scutellinia*, *Trichophaeopsis*, *Ombrophila*, *Cheilymenia*, *Melastiza*, *Anthracobia*...

♦ Аскоболоидная (плодовое тело дисковидное до подушковидного, очень мелкое, сидячее, с гладким или нерегулярно-железистым эксципулом, иногда с многочисленными паутинистыми ризоморфами): *Ascobolus*, *Coprobola*, *Lamprospora*, *Arachnopeziza*, *Pulvinula*, *Iodophanus*... Ср. α.4.Б.ж–1.

д. Склеротиниоидная группа (плодовое тело менее 1.5 см вел., восковидное, с хорошо выраженной ножкой, чашевидное до дисковидного)

♦ Склеротиниоидная (плодовое тело вырастает из склероция, эксципул гладкий): *Sclerotinia*, *Botryotinia*...

♦ Цибориоидная (склероций отсутствует, эксципул гладкий): *Ciboria*, *Rutstroemia*, *Chlorociboria*, *Hymenoscyphus*, *Cudoniella*, *Cyathicula*...

♦ Дазисцифоидная (склероций отсутствует, эксципул светло-опушенный): *Dasyscyphus*, *Lachnellula*... Ср. β.8.а–2.

е. Геоглоссоидная группа (плодовое тело средних размеров или мелкое, восковидно-субжелатинозное или хрящевидное, дифференцировано на ножку и фертильную часть)

♦ Геоглоссоидная (фертильная часть плодового тела булавовидная или языковидная, гладкая): *Geoglossum*, *Thuemenidium*, *Leotia*, *Microglossum*, *Mitrula*, *Vibrissea* (!), *Acrospermum* (!), *Neolecta* (!) ... Ср. β.1.а–2.

♦ Спатуляриоидная (фертильная часть плодового тела лопатчатовидная, волнистая): *Spathularia*, *Trichoglossum*...

♦ Кудониоидная (фертильная часть плодового тела шляпковидная, со свободным краем, мозговидно-складчатая): *Leotia lubrica*, *Cudonia*...

ж. Гелоциоидная группа (плодовое тело менее 1.5 см вел., восковидное до субжелатинозного, с рудиментарной ножкой, дисковидное)

♦ Гелоциоидная (плодовое тело восковидное, эксципул гладкий): *Helotium*, *Pezicula*, *Bisporella*, *Pezizella*, *Mollisia*, *Calycellina*, *Phialina*, *Pithya* (!), *Jaczewskiella* (!) ... Ср. α.4.Б.г–5; β.5.г–1.

♦ Гиалосцифоидная (плодовое тело восковидное, эксципул ворсистый): *Hyaloscypha*, *Hyalopeziza*, *Patellariopsis*, *Tapezia*, *Cenangium*, **Pseudocenangium*...

♦ Аскокоринеоидная (плодовое тело субжелатинозное, эксципул гладкий): *Ascocoryne*...

з. Булгариоидная группа (плодовое тело 1–12 см вел., желатинозное, шаровидное, волчковидное, боченковидное)

♦ Булгариоидная (на древесине; плодовое тело волчковидное до боченковидного, 3–4 см вел.): *Bulgaria*.

♦ Саркозоматоидная (на почве; плодовое тело боченковидное до шаровидного, 3–12 см вел.): *Sarcosoma*.

и. Аскотремеллоидная группа (плодовые тела 0.5–1.5 см вел., в мозговидных или лопастных желатинозных кластерах): *Ascotremella*, **Coryne*... Ср. β.5.б.

к. Склеродерриоидная группа (плодовые тела менее 1.5 см, кубковидные, с шерстистым эксципулом, твердовосковидной консистенции, располагаются в плотных кластерах): ♦ Склеродерриоидная — *Gordonia*, *Typanis*...

л. Циттариоидная группа (апотеции менее 1.5 см в диам., кувшиновидные, погруженные в желатинозно-мясистую шаровидную или траметоидную строму): *Cyttaria*.

м. Криптодискоидная группа (апотеции менее 1.5 см в диам., кувшиновидные, погруженные в субстрат — отмершие побеги травянистых, реже деревянистых растений): ♦ Криптодискоидная — *Cryptodiscus*, *Pyrenopeziza*, *Stictis*...

н. Клитриоидная группа (апотеции продолговатые — лентовидные или ланцетные, с выраженным эксципулом, погруженные в субстрат — ткани побегов и листьев древесных пород): ♦ Клитриоидная — *Propolis*, *Colpoma*, *Lophodermium*...

о. Фацидиоидная группа (апотеции продолговатые — лентовидные или гистериевидные, без выраженного эксципула, собранные в строуму): ♦ Фацидиоидная — *Phacidium*, *Rhytisma*, **Marssonina*, **Phacidiella*...

п. Аскокортициоидная группа (эксципул редуцирован, гипотечий распростертый по субстрату)

♦ Аскокортициоидная (гипотечий крустидный, спороношение сумчатое): *Ascocorticium*, *Ascocorticium*. Ср. β.3.д–2.

♦ Фузариоидная (спороношение конидиальное, гипохноидное): **Fusarium*, **Acrodontium*, **Dictyosporium*, **Gonytrichum*, **Sporidesmium*... Ср. β.4.

5. Тубероидная серия (аскокарп клубневидный, представляющий собой замкнувшийся апотечий; распространение спор пассивное)

а. Гиднотриоидная группа (плодовое тело чашевидное до почти шаровидного; «глеба» с одиночным центральным каналом, покрытым гимением): ♦ Гиднотриоидная — *Hydnocystis*, *Hydnotrya*...

б. Генеоидная (плодовое тело клубневидное; система гимениальных каналов лабиринтовидная): ♦ Генеоидная — *Genea*, *Hydnotrya* рг. р., *Petchiomyces*... Ср. β.10.а–2.

в. Тубероидная (плодовое тело клубневидное, гимениальные камеры плохо дифференцированы от ткани): ♦ Тубероидная — *Tuber*, *Terfezia*...

β. Сегментоцитный морфотип, долипоровый цикл (филаменты с одноклеточными, дикариотическими или многоклеточными сегментами, перегородка с долипорой; мейоспоры образуются экзогенно по стихальному или хиастическому типу; мейотангии — базидии: гетеробазидии [аурикулярноидные, тремеллоидные, дакримицетоидные, тюлянеллоидные] или гомобазидии; структура преимущественно гемикладомная — плевридии сильно развиты и маскируют главную ось; кладоталлий организован в основном в форме единичных базидиокарпов разнообразной структуры)

1. Клавариоидная серия (кладоталлий отрицательно геотропный, фонтанной структуры)

а. Клавариоидная группа (плодовое тело прямостоячее, неразветвленное, нежелатинизированное)

♦ Клавариадельфоидная (плодовое тело полое, крупное, булавовидное): *Clavariadelphus*, *Macrotyphula*...

♦ Тифулоидная (плодовое тело выполненное, мелкое, булавовидное)

♦♦ Тифулоидная (плодовое тело вырастает из склероция): *Typhula*.

♦♦ Пистилляриоидная (без склероция): *Pistillaria*, *Mucronella*...

♦ Клавариоидная (плодовое тело выполненное, крупное, цилиндрическое, лентовидное, веретеновидное): *Clavaria* gr. p., *Clavulinopsis* gr. p.

б. Калоцероидная группа (плодовое тело прямостоячее, неразветвленное или с апикальным ветвлением, желатинизированное): ♦ Калоцероидная — *Calocera*.

в. Рамариоидная группа (плодовое тело прямостоячее, беспорядочно дихотомически-разветвленное, нежелатинизированное): ♦ Рамариоидная — *Ramaria*, *Ramariopsis*, *Lentaria*, *Clavulina*, *Clavulinopsis* gr. p., *Clavaria* gr. p.

г. Клавикороидная группа (плодовое тело прямостоячее, разветвленное по типу сцифоидной пролиферации, нежелатинизированное): ♦ Клавикороидная — *Clavicornia*.

2. Кантареллоидная серия (кладоталлий отрицательно геотропный, фонтанной структуры с развитой системой ортоплагиотропных осевых филаментов)

а. Кантареллоидная группа (плодовое тело прямостоячее, одношляпочное, воронковидное, с гладким до радиально-складчатого гименофором)

◆ Кантареллоидная (гименофор складчато-пластинчатый, с многочисленными анастомозами): *Cantharellus*, *Pseudocraterellus*...

◆ Гомфоидная (гименофор от гладкого до слабо складчатого — венозного; складки без анастомозов): *Gomphus*, *Craterellus*, *Pterygel-lus*...

б. Гидноидная группа (плодовое тело прямостоячее, одношляпочное, различной формы, с шиповидным гименофором)

◆ Гиднеллоидная (ножка зачаточная, плодовое тело волокнисто-пробковое): *Hydnellum*.

◆ Гидноидная (ножка хорошо развита, плодовое тело мясистое): *Hydnum*, *Sarcodon*, *Bankera*, *Phellodon*...

в. Скутигероидная группа (плодовое тело прямостоячее, одношляпочное, с трубчатым гименофором): ◆ Скутигероидная — *Albatrellus*, *Scutiger*...

г. Телефороидная группа (плодовое тело прямостоячее, лопастное или воронковидное, с гладким гименофором): ◆ Телефороидная — *Thelephora*, *Sebacina* (!)...

д. Грифолюидная группа (плодовое тело прямостоячее, многошляпочное, с гладким или трубчатым гименофором)

◆ Амилариоидная (гименофор гладкий): *Amylaria*, *Sparassis*.

◆ Грифолюидная (гименофор трубчатый): *Grifolia*, *Meripilus*.

е. Полипороидная группа (плодовое тело прямостоячее или латерально прикрепленное, одношляпочное, воронковидное до языковидного, с центральной или эксцентричной ножкой и пластинчатоячеистым до трубчатого гименофором): ◆ Полипороидная — *Favolus*, *Polyporus*, *Microporus*, *Mucronoporus*, *Polyporellus*, *Coltricia*, *Coltriciella*, *Ganoderma* gr. p., *Ischnoderma* gr. p.

ж. Герициоидная группа (плодовое тело прямостоячее, разветвленное, с шиповидным гименофором): ◆ Герициоидная — *Hericium*.

3. Кортициоидная серия (кладоталлий положительно геотропичный до агеотропичного, с редуцированной осью, в виде радиально ориентированной системы осевых филаментов)

а. Мерулиоидная группа (плодовое тело от распростертого до распростерто-отогнутого или шляпкообразного, либо резупинатное с дорзальным или латеральным прикреплением, двуслойное — с рыхлым, опушенным абгимениальным и желатинизированным гименофоральным слоями, с гладким, складчатым, извилисто-складчатым или

трубчатым гименофором, от рыхло-восковидной до студенистой в свежем состоянии и роговидной при высыхании консистенции)

♦ Мерулиоидная (плодовое тело от распростертого или распростерто-отогнутого до шляпкообразного, с извилисто-складчатым гименофором)

♦♦ Мерулиоидная ксилотрофная (основание плотно прикрепляющееся к древесному субстрату, с тенденцией к простиранию): *Merulius*, *Serpula*, *Serpulomyces*, *Byssomerulius*...

♦♦ Павониоидная = Мерулиоидная эпифитная (базидиолишайники или эктомикоризообразователи, основание неплотно прилегает к субстрату, закрепляясь локально; с тенденцией к образованию воронковидных и шпательевидных форм): *Dictyonema*, *Thelephora terrestris*...

♦ Флебиоидная (плодовое тело распростертое, с концентрически-складчатым гименофором): *Phlebia*, *Punctularia*...

♦ Хондростереоидная (плодовое тело резупинатное с дорзальным или латеральным прикреплением, с гладким гименофором): *Chondrostereum*, *Auriculariopsis*, *Auricularia mesenterica* (!), *Gloeostereum*.

♦ Глеопороидная (плодовое тело от распростертого до распростерто-отогнутого, с трубчатым гименофором): *Gloeoporus*, *Skeletocutis*, *Gelatoporia*...

б. Пориоидная группа (плодовое тело распростертое, одно- или многолетнее, с трубчатым гименофором)

♦ Фускопориоидная (гименофор слоистый, плотной консистенции): *Phellinus* gr. p., *Fuscoporia*, *Phellinidium*, *Rigidoporus crocatus*...

♦ Фибропориоидная (гименофор однослойный, жестковолокнистой консистенции): *Antrodia* gr. p., *Fibroporia*, резупинатные представители рода *Trametes*, *Antrodiella* gr. p., *Kneiffiella* gr. p., *Diplomitoporus*...

♦ Церипориоидная (гименофор однослойный, мягковосковидной консистенции): *Ceriporiopsis*, *Ceriporia*, *Oligoporus*, *Postia* gr. p., *Parmastomyces*, *Protomerulius*...

♦ Кристеллоидная (гименофор однослойный, неплотный, мягкопенчатой консистенции): *Trechispora* gr. p., *Sistotrema* gr. p., *Porpomyces mucidus*...

в. Стереоидная группа (плодовое тело гомогенное, от распростертого до распростерто-отогнутого или с латеральной [реже почти центральной] ножкой, твердой консистенции, с гладким, либо складчатым, часто слоистым, гименофором)

◆ Стереоидная (плодовое тело распростерто-отогнутое до сидячего, с гладким гименофором): *Stereum*, *Amylostereum*, *Hymenochaete*, *Lopharia*, *Boreostereum*, *Cystostereum*...

◆ Стереллоидная (плодовое тело распростертое со свободным, часто валикообразным краем, с гладким, складчатым или растрескивающимся гименофором): *Cylindrobasidium*, *Peniophora* рг. р., *Xylobolus*, *Aleurodiscus*...

◆ Подосцифоидная (плодовое тело с латеральной до почти центральной ножкой, гименофор гладкий): *Podoscypha*, *Cotylidia*, *Cyphelostereum*...

◆ Аррениоидная (плодовое тело с латеральной (иногда рудиментарной) ножкой, с пластинчатым или венозным гименофором): *Arrenhia*, *Caripia*...

г. Радулоидная группа (плодовое тело распростертое, с бугорчатым, либо скребковидным гименофором): ◆ Радулоидная — *Radulomyces*, *Basidioradulum*, *Sistotrema* рг. р., *Dentocorticium*...

д. Кортициоидная группа (плодовое тело распростертое, от рыхлой до плотной консистенции, с гладким, либо бородавчатым гименофором)

◆ Пениофороидная (плодовое тело распростертое, твердой консистенции, со слоистым гладким гименофором): *Peniophora*, *Dendrophora*, *Duportella*...

◆ Кортициоидная (плодовое тело распростертое, твердой консистенции, с однослойным гладким гименофором): *Corticium*, *Exidiopsis*, *Acanthophysellum*, *Dendrothele*... Ср. α4.Б.п.

◆ Гифодермоидная (плодовое тело распростертое, гомогенное, восковидной консистенции, с гладким, либо бугорчатым гименофором): *Hyphoderma*, *Gloeocystidiellum*, *Metulodontia*, *Phanerochaete*...

◆ Ателиоидная (плодовое тело распростертое, пленчатой консистенции, двуслойное — с рыхлой подстилкой и пелликулярным гладким, либо бугорчатым гименофором): *Athelia*, *Byssocorticium*, *Piloderma* рг. р., *Coniophora*, *Leptochaete*...

е. Одонтоидная группа (плодовое тело от распростертого до распростерто-отогнутого, с шиповидным гименофором)

◆ Грандиниоидная (плодовое тело распростертое, шипики мелкие, в виде мучнистого налета или бородавочек): *Grandinia*, *Kneiffiella*, *Resinicium*, *Trechispora* рг. р., *Irpex fimbriatus*, *Lyomyces*...

◆ Саркодонтонидная (плодовое тело распростерто-отогнутое или распростертое, шипы длинные, цилиндрические): *Sarcodontia*, *Mycocacia*, *Dentipellis*, *Kavinia*.

◆ Ирпикоидная (плодовое тело распростерто-отогнутое, с зубчатовидными шипами, происходящими из разорванных трубочек): *Irpex* incl. *Steccherinum*, *Trichaptum*...

4. Гипохноидная серия (кладоталлий агеотропичный, осевые филаменты имеют радиальный плагиотропный рост и множественное закрепление на субстрате; плевридии ортотропные, короткие, рыхло расположенные): ◆ Гипохноидная — *Amaurodon*, *Amauromyces*, *Botryobasidium*, *Botryohypochnus*, *Byssocorticium* рг. р., *Ceratobasidium*, *Coniophora olivacea*, *Epithele*, *Hypochnella*, *Pseudotomentella*, *Sistotrema* рг. р., *Subulicystidium*, *Suillosporium*, *Thanatephorus* s. l., *Tomentella* рг. р., *Tomentellago*, *Tomentellopsis*, *Tylospora*, *Waitea*...

5. Тремеллоидная серия (кладоталлий агеотропичный, с редуцированной осью, в виде радиально ориентированной системы осевых филаментов, погруженных в желатинозный матрикс, дающих распростертые, полушаровидные, подушковидные или лопастные — желатинизированные — плодовые тела)

а. Тремеллоидная группа (плодовые тела достаточно развитые, сильно рассеченные на извилистые отстающие от субстрата лопасти): ◆ Тремеллоидная — *Tremella*, *Tremiscus*...

б. Экзидиоидная группа (плодовые тела достаточно развитые, со складчатой, но не рассеченной на лопасти поверхностью — распростертые по субстрату или отстоящие от него — подушковидные, волчковидные, уховидные): ◆ Экзидиоидная — *Exidia*, *Auricularia* рг. р., *Craterocola*, *Tremella encephala*... Ср. α.4.Б.и.

в. Платиглэоидная (плодовые тела достаточно развитые или редуцированные [инкрустирующие гимений кортициоидных грибов], с гладкой гимениальной поверхностью): ◆ Платиглэоидная — *Platyglœa*, *Galzinia*...

г. Дакриомицетоидная (плодовые тела редуцированные — полушаровидные или дисковидные с недифференцированным экципулом — эпифитные или инкрустирующие гимений базидиомицетов и талломы лишайников)

◆ Дакриомицетоидная (плодовые тела на лигнифицированных субстратах, подушковидные до дисковидных) *Dacryomyces*, *Femsjonia*, **Linodochium* (!)... Ср. α.4.Б.ж—1.

◆ Сизигоспороидная (плодовые тела инкрустирующие талломы грибов и лишайников, полушаровидные до каплевидных): *Tremella* рг. р., *Syzygospora*...

6. Тиромицетоидная серия (кладоталлий парагеотропичный, в виде системы радиально-ориентированных осевых филаментов)

а. Псевдогидноидная группа (плодовое тело однолетнее, сидячее, шляпкообразное, сильно желатинизированное, с сосочковидным, при созревании шиповидным гименофором): ♦ Псевдогидноидная — *Pseudohydnum* (!)...

б. Тиромицетоидная группа (плодовое тело однолетнее, сидячее, шляпкообразное, мягкой — мясистой, либо волокнистой консистенции, с гименофором в виде шипов, сросшихся или свободных трубочек)

♦ Климакодонтонидная (плодовое тело языковидное, в крупных сростках, гименофор шиповидный): *Climacodon*.

♦ Фистулиноидная (плодовое тело языковидное, одиночное или в небольших сростках, гименофор полицефеллоидный): *Fistulina*.

♦ Феолоидная (плодовое тело крупное, лапчатое или воронковидное, с ножковидно оттянутым основанием, в крупных сростках): *Laetiporus*, *Phaeolus*, *Bondarzewia*.

♦ Тиромицетоидная (плодовое тело мелкое или средних размеров, полуокруглое, шпательевидное или почковидное, латерально прикрепленное или с избегающим основанием, одиночное или в небольших сростках): *Tyromyces*, *Postia*, *Leptoporus*, *Hapalopilus*, *Bjerkandera*, *Piptoporus*...

в. Траметоидная группа (плодовое тело зимующее, сидячее, шляпкообразное, плотной — пробково-волокнистой консистенции, с трубчатым и производным от трубчатого гименофором)

♦ Траметоидная (гименофор трубчатый, толщина ткани превышает толщину трубчатого слоя): *Trametes*, *Antrodia*, *Ischnoderma*...

♦ Кориолоидная (гименофор трубчатый, толщина ткани соответствует толщине трубчатого слоя): *Antrodiella*, *Pycnoporus*, *Diplomitoporus*...

♦ Сценидиоидная (гименофор трубчатый, гексагоноидный или ирпикоидный, ткань пергаментообразная, очень тонкая): *Datronia*, *Earliella*, *Hexagonia*, *Trichaptum*...

♦ Дедалеоидная (гименофор пластинчатый, либо лабиринтовидный): *Daedalea*, *Daedaleopsis*, *Gloeophyllum*, *Lenzites*, *Cerrena* р. р.

г. Фомитоидная группа (плодовое тело многолетнее, сидячее, обычно копытовидное или желвакообразное, плотной — пробково-

деревянистой консистенции, с многослойным гименофором): ♦ Фомитоидная — *Fomes*, *Fomitopsis*, *Ganoderma* gr. p., *Phellinus* gr. p., *Oxyporus* gr. p., *Rigidoporus* gr. p.

7. Агарикоидная серия (кладоталлий отрицательно геотропичный, фонтанной структуры с субапикальной мутовкой радиально ориентированных осевых филаментов)

а. Камарофиллоидная группа (плодовое тело четко дифференцировано на шляпку и ножку; шляпка выпуклая, часто с бугорком, коническая или вогнутораспростертая до воронковидной; пластинки частые, либо редкие, от широкоприсосших до сильно избегающих на ножку, тонкие или толстые)

♦ Камарофиллоидная (шляпка различной формы — выпуклая с бугорком, коническая, плоская или вогнутая, как правило, ярко окрашенная, без признаков общего и частного покрывала; пластинки редкие, толстые, восковидной консистенции, от присосших до сильно избегающих, светлоокрашенные): *Cuphophyllus*, *Camarophyllus*, *Hygrophorus* gr. p., *Hygrocybe*...

♦ Гомфидиоидная (шляпка выпуклая, с бугорком, мясистая, яркоокрашенная, с паутинистым или слизистым общим покрывалом, часто сохраняющимся и на ножке в виде толстого слоя слизи; пластинки редкие, толстые, восковидной консистенции, вильчато-разветвленные, избегающие, различно окрашенные): *Gomphidius*, *Chroogomphus*, *Hygrophorus* gr. p.

♦ Клитоцибоидная (шляпка выпуклая, чаще вогнутораспростертая или воронковидная, без покрывала; пластинки частые, тонкие, избегающие на ножку, различно окрашенные): *Clitocybe*, *Lepista* gr. p., *Melanoleuca* gr. p., *Hygrophoropsis*, *Leucopaxillus*, *Paxillus*, *Cantarellula*, *Clitopilus*, *Ripartites*, *Entoloma undatum*...

♦ Омфалоидная (шляпка вогнутая или воронковидная, без покрывала; пластинки достаточно редкие, либо очень редкие, толстые или тонкие, избегающие на ножку, светлоокрашенные): *Omphalina*, *Lichenomphalia*, *Xeromphalina*, *Fayodia*, *Laccaria*...

♦ Лактариоидная (шляпка от выпуклой до воронковидной, без покрывала; пластинки редкие или частые, тонкие или толстые, присосшие до избегающих, различно окрашенные; имеется млечный сок): *Lactarius*.

б. Трихоломатоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку; шляпка выпуклая, коническая, распростертая или слегка вогнутая, гладкая или чешуйчатая; пластинки от свободных до широкоприсосших, тонкие, светлоокрашенные)

♦ Трихоломатоидная (плодовое тело мясистое; шляпка от выпуклой, иногда с бугорком, до распростертой; пластинки частые, узко или широкоприсосные; ножка гладкая или чешуйчатая): *Tricholoma*, *Tricholomopsis*, *Lyophyllum*, *Melanoleuca* gr. p., *Calocybe* gr. p., *Lepista* gr. p., *Entoloma* gr. p.

♦ Коллибиоидная (шляпка выпуклая или распростертая, с довольно тонкой мякотью; пластинки частые или довольно редкие, свободные, выемчатоприсосные, с зубцом или узкоприсосные; ножка тонкая, гладкая или опушенная (войлочная), часто продолжающаяся в корень): *Collybia*, *Megacollybia*, *Flammulina*, *Xerula*, *Entoloma* gr. p., *Calocybe* gr. p.

♦ Маразмиоидная (плодовое тело хрящевидной консистенции; шляпка выпуклая или с вогнутым центром, с тонкой мякотью, гладкая или радиальнополосатая; пластинки редкие до редуцированных, свободные или присосные [коллариум имеется или отсутствует]; ножка тонкая, гладкая или опушенная, укореняющаяся или с диском): *Marasmius*, *Marasmiellus*, *Strobilurus*, *Hydroporus*...

♦ Руссулоидная (плодовое тело мясистое, мякоть ломкая; шляпка от выпуклой, [иногда с бугорком] до распростертой и вогнутой, с яркоокрашенной отделяющейся кожицей; пластинки частые или редкие, с пластиночками, от свободных до слабонисходящих; ножка толстая, гладкая): *Russula*.

♦ Плютеоидная (плодовое тело мясистое, гигрофанное или нет; шляпка выпуклая, с бугорком, коническая или распростертая, гладкая или чешуйчатая; пластинки частые, тонкие, свободные, розовые): *Pluteus*.

в. Миценоидная группа (плодовое тело хорошо дифференцировано на шляпку и ножку, тонкое, не мясистое; шляпка коническая, гладкая, чешуйчатая или войлочноопушенная; пластинки частые, свободные, широкоприсосные или присосные с зубцом, тонкие, различно окрашенные): ♦ Миценоидная — *Mycena*, *Panaeolus*, *Psilocybe*, *Agrocybe* gr. p., *Conocybe* gr. p., *Bolbitius* gr. p., *Galerina* gr. p., *Entoloma* gr. p.

г. Армилляриоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку; шляпка выпуклая до распростертой, гигрофанная или нет; пластинки частые, тонкие, присосные или слегка низбегающие на ножку, различно окрашенные; всегда присутствует частное покрывало, сохраняющееся в виде кольца на ножке или хлопьев по краю шляпки): ♦ Армилляриоидная — *Armillaria*, *Tubaria*, *Kuehneromyces*.

д. Цистодермоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку; шляпка выпуклая, гранулярно-чешуйчатая по всей поверхности; пластинки приросшие, тонкие, частые, различно окрашенные; ножка с кольцом или чешуйчатая):

♦ Цистодермоидная — *Cystoderma*, *Phaeomarasmius*, *Flammulaster*...

е. Иноцибоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку, мясистое; шляпка коническая, гладкая или чешуйчатая; пластинки частые, от свободных до низбегающих на ножку, тонкие, различно окрашенные; присутствует частное, быстро исчезающее покрывало, иногда сохраняющееся в виде кольцевой зоны на ножке или хлопьев по краю шляпки):

♦ Иноцибоидная — *Inocybe*, *Naucoria*, *Psathyrella* gr. p., *Entoloma* gr. p.

ж. Аманитоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку, мясистое; шляпка коническая, выпуклая до распростертой, гладкая, опушенная или с легко отделяющимися редкими хлопьями; пластинки частые, свободные, с коллариумом или слегка приросшие, тонкие, белые или розовые; присутствует общее и частное, либо только частное или только общее покрывало)

♦ Аманитоидная (шляпка не слизистая, опушенная, редкочешуйчатая или гладкая, по краю полосатая; пластинки свободные, частые, белые или розовые; имеется общее и частное, либо только общее покрывало в виде вольвы): *Amanita*, *Volvariella*...

♦ Лимацеллоидная (шляпка слизистая, гладкая; пластинки свободные, с коллариумом или слегка приросшие, белые; имеется только частное покрывало в виде слизистого кольца): *Limacella*...

з. Кортинариоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку, мясистое; шляпка различной формы — от конической до распростертой; пластинки частые, тонкие, выемчатоприросшие, с зубцом или широкоприросшие, различно окрашенные; велум всегда присутствует в виде частного покрывала — паутинистых остатков, поясков или кольца на ножке или хлопьев по краю шляпки)

♦ Кортинариоидная (велум паутинистый, сохраняющийся в виде хлопьев по краю шляпки и поясков на ножке или паутинистого кольца): *Cortinarius*, *Leucocortinarius*, *Hebeloma*, *Huophiloma*, *Hemipholiota*, *Tubaria* gr. p., *Galerina* gr. p., *Gymnopilus* gr. p.

♦ Фолиотоидная (велум в виде отчетливого кольца на ножке или отчетливой зоны; поверхность шляпки чешуйчатая или гладкая): *Pholiota*, *Stropharia*, *Agrocybe*, *Rozites*...

и. Агарикоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку, мясистое; шляпка различной формы: выпуклая, распростертая или колокольчатая; пластинки частые, тонкие, свободные, различно окрашенные; частное покрывало присутствует в виде кольца на ножке или отсутствует)

♦ Агарикоидная (шляпка выпуклая, мясистая; пластинки окрашенные — от розовых до темно-коричневых; присутствует кольцо на ножке, иногда редуцированное до отдельных лоскутков): *Agaricus*.

♦ Лепиотоидная (шляпка зонтиковидная или распростертая с бугорком; пластинки белые, иногда темнеющие с возрастом или от прикосновения, свободные или с коллариумом; кольцо мембранное, присосшее или нет): *Lepiota*, *Macrolepiota*, *Leucoagaricus*, *Leucocoprinus*, *Sericeomyces*...

♦ Меланофиллоидная (шляпка выпуклая или распростертая; пластинки белые или различно окрашенные; кольцо присутствует или нет; поверхность шляпки и ножки покрыта гранулярными или мучнистыми чешуйками): *Cystolepiota*, *Melanophyllum*

к. Коприноидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку, тонкомясистое, ломкое; шляпка вначале яйцевидная, затем коническая, колокольчатая или зонтиковидная, чешуйчатая или гладкая; пластинки частые, тонкие, узкоприсосшие, грязно-серо-фиолетовые, лизирующие; кольцо на ножке присутствует или отсутствует): ♦ Коприноидная — *Coprinus*.

л. Плевротоидная группа (плодовое тело состоит из шляпки и хорошо развитой, либо редуцированной, ножки; шляпка от вогнутой и распростертой до выпуклой, вееровидная, почковидная или округлая, гладкая или опушенная; ножка, если присутствует, эксцентрическая или боковая; пластинки широкоприсосшие, избегающие на ножку или радиально расходящиеся от точки прикрепления базидиомы, различно окрашенные; кольцо на ножке присутствует или отсутствует)

♦ Лентиноидная (плодовое тело с хорошо развитой, эксцентрической или боковой ножкой, присутствующей на всех стадиях развития базидиомы; поверхность шляпки чешуйчатая; пластинки с изрезанным краем; кольцо на ножке часто присутствует): *Lentinus*.

♦ Панеллоидная (плодовое тело с хорошо развитой, эксцентрической или боковой ножкой, присутствующей на всех стадиях развития базидиомы; поверхность шляпки войлочная или бархатистая; пластинки с изрезанным или ровным краем; покрывало отсутствует): *Panellus*, *Lentinellus* gr. p., *Panus* gr. p.

◆ Плевротоидная (плодовое тело с почти центральной, эксцентрической или боковой, нормально развитой или рудиментарной ножкой; поверхность шляпки гладкая, часто желатинозная; пластинки с ровным или волнистым краем; покрывало отсутствует): *Sarcomyxa*, *Hypsizygus*, *Ossicaulis*, *Rhodotus*, *Pleurotus* gr. p., *Hohenbuehelia* gr. p.

◆ Крепидотоидная (плодовое тело состоит из округлой, веерообразной, почковидной или раковинной дорзально или латерально прикрепленной шляпки; с сильно редуцированной ножкой либо без ножки, до резупинатных; поверхность шляпки гладкая или опушенная; покрывало отсутствует): *Crepidotus*, *Resupinatus*, *Scytinotus*, *Pleurotus* gr. p., *Hohenbuehelia* gr. p., *Panus* gr. p., *Lentinellus* gr. p.

◆ Схизофиллоидная (плодовые тела без ножки, латерально прикрепленные, часто черепитчато-расположенные; шляпка округлая, почковидная или шпательевидная с зауженным основанием, лопастными подвернутым краем, поверхность войлочная; гименофор в виде системы ветвящихся расщепленных пластинок с подворачивающимися в сухую погоду краями): *Schizophyllum*.

л. Болетоидная группа (плодовое тело отчетливо дифференцировано на шляпку и ножку, мясистое; шляпка выпуклая, гладкая, бархатистая или чешуйчатая; гименофор венозно-пластинчатый, ячеистый или трубчатый; покрывало имеется или отсутствует)

◆ Филлопороидная (поверхность шляпки сухая, может быть слегка войлочная; гименофор ячеистый или венозно-пластинчатый, низбегающий на ножку): *Phylloporus*, *Phylloboletus*...

◆ Болетоидная (поверхность шляпки чаще всего сухая, растрескивающаяся, гладкая или бархатистая; гименофор трубчатый, поры мелкие или крупные; покрывало отсутствует): *Boletus*, *Leccinum*, *Tylopilus*, *Suillus* gr. p.

◆ Иксокомоидная (поверхность шляпки сухая или слизистая, может быть чешуйчатая; гименофор трубчатый, низбегающий на ножку или нет; присутствует частное покрывало в виде кольца на ножке или кольцевой зоны): *Boletinus*, *Strobilomyces*, *Suillus* gr. p.

8. Цифеллоидная серия (кладоталлий положительно-, отрицательно- или парагеотропичный, в виде системы радиально-ориентированных осевых филаментов, формирующих чашевидные или трубковидные, с фертильной внутренней поверхностью плодовые тела — одиночные или объединенные общей подстилкой)

а. Цифеллоидная группа (общая подстилка отсутствует — плодовые тела одиночные или скученные)

◆ Цифеллоидная (плодовое тело чашевидное, с развитой ножкой)

◆◆ Цифеллоидная (абгимениальная поверхность гладкая): *Cyphella*, *Chromocyphella*, *Cellypha*...

◆◆ Лахнеллоидная (абгимениальная поверхность ворсистая): *Lachnella*, *Merismodes*... Ср. α.4.Б.д—3.

◆ Калателлоидная (плодовое тело чашевидное, с сильно редуцированной ножкой): *Calathella*, *Campanella*, *Woldmaria*...

◆ Солениоидная (плодовое тело трубковидное с развитой или редуцированной ножкой): *Phaeosolenia*, *Henningsomyces*...

б. Поротелеоидная группа (многочисленные цифеллы объединены общей подстилкой)

◆ Поротелеоидная (цифеллы шаровидные, в зрелом состоянии трубковидные): *Porotheleum*.

◆ Стигматолемматоидная (цифеллы чашевидные): *Stigmatolemma*...

9. Секотиоидная серия (кладоталлий отрицательно геотропичный, фонтанной структуры с укороченным центральным пучком осевых филантенов и сильно развитой субапикальной мутовкой радиально ориентированных нисходящих филантенов; в онтогенезе изначально агарикоидная конструкция долгое время не выражена вследствие взаимного наложения апикальных и базальных плевридиев, формирующих полузамкнутый или полностью замкнутый базидиокарп)

а. Секотиоидная группа (глеба одношляпочная, ножка от рудиментарной [колумелла] до значительно превышающей высоту шляпки, гименофор пластинчатый, трубчатый или лакунарный)

◆ Подаксоидная (ножка значительно превышает высоту шляпки, гименофор пластинчатый): *Podaxis*, *Montagnea*, *Phyllogaster*...

◆ Гастроболетоидная (ножка примерно равна или превышает высоту шляпки, гименофор трубчатый): *Gastroboletus*.

◆ Секотиоидная (ножка рудиментарная, гименофор в большей или меньшей степени сохраняет пластинчатую форму): *Secotium*, *Neosecotium*, *Endoptychum*, *Elasmomyces*, *Macowanites*, *Thaxterogaster*...

◆ Клавогастроидная (глеба лакунарная, но с сохраняющейся колумеллой): *Clavogaster*, *Hypogaea*, *Protoglossum*, *Brauniella*,

Paxillogaster, Cauloglossum, Gymnoglossum, Volvigerum, Hoehneliogaster...

10. Эндогастероидная серия (фонтанная структура затемняется мультипликацией и взаимным наложением апикальных и базальных плевридиев, формирующих замкнутый базидиокарп, иногда выносящийся на рецептакуле [в некоторых случаях с освобождающейся глебой], либо приподнимающийся на выворачивающемся перидии)

а. Гиднангиоидная группа (плодовые тела подземные, реже выступающие на поверхность или наземные, клубневидные, рецептакул/колумелла отсутствует или развита, но не доходит до вершины плодового тела)

♦ Гиднангиоидная (перидий простой, глеба лакунарная, колумелла рудиментарная или отсутствует): *Hydnangium, Melanogaster, Rhizopogon, Sclerogaster, Richoniella...*

♦ Арахниоидная (перидий простой, глеба лакунарная, в оформленных перидиолах, колумелла отсутствует): *Arachnion*.

♦ Гастроспориоидная (перидий 2-слойный хрупкий, глеба лакунарная, колумелла отсутствует): *Gastrosporium*.

♦ Целлеромицетоидная (перидий простой, колумелла развита, глеба коралловидная, есть млечные ходы) *Arcangeliiella, Zelleromyces...*

♦ Дендрогастроидная (перидий простой, колумелла развита, глеба коралловидная): *Dendrogaster, Hymenogaster, Tremellogaster, Hysterangium, Protubera...* ср. а.5.6.

♦ Радиигероидная (перидий толстый 3-слойный, колумелла развита, глеба коралловидная): *Radiigera*.

б. Фаллогастроидная группа (глеба лакунарная, плодовые тела полупогруженные, с анизотропным рецептакулом)

♦ Фаллогастроидная (глеба при созревании ослизняется): *Phallogaster*.

♦ Пизолитоидная (глеба в оформленных прочных перидиолах, не ослизняется) *Pisolithus*.

в. Склеродермоидная группа (плодовые тела полупогруженные или наземные, с рудиментарным рецептакулом из сплетенных ризоморф, перидий простой, вскрывается локально, апикально)

♦ Склеродермоидная: *Scleroderma*.

г. Ликопердоидная группа (плодовые тела наземные или становятся таковыми в зрелости, с сохраняющимся 2-слойным перидием, глеба порошистая с развитым капиллицием и/или паракпиллицием)

♦ Кальвациоидная (рецептакул/субглеба развита или отсутствует, плодовые тела наземные, шаровидные, мешковидные до булавовидных): *Calvatia*, *Lycoperdon*, *Bovista*, *Vascellum*...

♦ Дисцисеидоидная (плодовые тела (суб)шаровидные, субглеба рудиментарная или отсутствует, мощный инкрустированный частицами субстрата экзоперидий при созревании остается в форме блюдцевидного ложа): *Disciseda*, *Abstoma*, *Bovista tomentosa*...

♦ Миценастроидная (плодовые тела почти шаровидные, субглеба отсутствует, эндоперидий кожистый звездчато-растрескивающийся): *Mycenastrum*.

д. Тулостоидная группа (рецептакул хорошо дифференцированный в виде развитой ножки, перидий двойной, ксероморфного типа; глеба лакунарная; вольва обычно имеется)

♦ Тулостоидная (эндоперидий прочный, ножка без желатинозного слоя, перистом оформленный или неявный): *Tulostoma*, *Chlamydopus*...

♦ Калостоидная (эндоперидий прочный, ножка окружена желатинозным слоем, перистом сильно выступающий): *Calostoma*.

♦ Баттареидная (эндоперидий разрывается звездчато или отпадает кусками, глеба гомогенная, ножка без желатинозного слоя): *Battarrea*, *Phellorinia*, *Queletia*, *Schizostoma*...

♦ Диктиоцефалоидная (эндоперидий отпадает кусками, глеба в оформленных перидиолах, ножка без желатинозного слоя): *Dictyocephalos*.

е. Фаллоидная группа (плодовые тела наземные, с развитым рецептакулом или почти сидячие, с исчезающим эндоперидием; перидий изначально 3-слойный с сильно развитым, часто желатинизированным мезоперидием)

♦ Фаллоидная (рецептакул простой, выносящий при созревании одношляпочную глебу по типу морхеллоидного апотечия): *Phallus*, *Mutinus*, *Dictyophora*...

♦ Симблоидная (рецептакул простой, в верхней части головчатый, глеба расположена в углублениях головки): *Simblum*.

♦ Азероидная (рецептакул простой, в верхней части лопастно-раздельный, глеба расположена на лопастях): *Aseroë*, *Kalchbrennera*, *Lysurus*...

♦ Рецептакул простой в нижней части или от основания лопастной, концы лопастей соединены, глеба расположена на лопастях): *Colus*, *Laternea*...

♦ Клатроидная (рецептакул перфорированный сетчатый, глеба расположена на его внутренней поверхности): *Clathrus*, *Ileodictyon*...

ж. Астреонидная группа (плодовые тела наземные, крупные [более 1.5 см в диам.], экзоперидий при созревании звездчато-разрывающийся, выворачивающийся и приподнимающий над субстратом защищенную эндоперидием глебу)

♦ Астреонидная (глеба неупорядоченная, колумеллы нет): *Astraeus*.

♦ Геастреонидная (глеба коралловидная, колумелла развита, простая или разветвленная, эндоперидий прочный или разрушается при раскрытии базидием): *Geastrum*, *Myriostoma*...

з. Сфероболоидная группа (плодовые тела наземные, часто эпифитные, мелкие [менее 1 см в диам.]; перидий 4-слойный, глеба в единичной перидиоли, активно выбрасываемой выворачивающимся эндоперидием)

♦ Сфероболоидная: *Sphaerobolus*.

и. Нидулярионидная группа (плодовые тела мелкие, редко крупнее 2 см, округлые или бокаловидные; глеба в одной — нескольких перидиолах, распространение которых происходит пассивно)

♦ Нидулярионидная (плодовые тела округлые, подушковидные, открываются разрушением перидия; перидиоли одиночные или множественные, без фуникулюса): *Nidularia*, *Mycocalia*...

♦ Нидулоидная (плодовые тела бокаловидные, открываются разрушением эпифрагмы в верхней части; перидиоли множественные, без фуникулюса): *Nidula*.

♦ Циатоидная (плодовые тела бокаловидные, открываются разрушением эпифрагмы в верхней части; перидиоли множественные, прикреплены к внутренней стенке перидия фуникулюсом): *Cyathus*, *Crucibulum*...

γ. Сегментоцитный морфотип, устоицетный цикл (филаменты с одноядерными, дикариотическими или многоядерными сегментами, перегородка с простой порой или долипорой; мейоспоры образуются экзогенно по стихальному типу; мейотангии — гетеробазидии: урединоидные, тиллетиоидные, экзобазидиоидные; кладомная система с признаками редукции; кладоталлий организован минимальным числом филаментов в форме липсантенхиматических сорусов, цеом, концептакулов, рецептакулов или пустул, несущих мейотангии, либо половые структуры)

Цеоматоидная серия

а. Цеоматоидная группа (телейтоспоры в развивающихся экзогенно сорусах или цеомах с хорошо оформленной или редуцирующейся липсантенхиматической стенкой)

♦ Цеоматоидная (спороношение экзогенное, без ножки): *Ustilago maydis*, *Caeoma* (II, III-*Uredinales*)...

♦ Сороспориоидная (спороношение эндогенное, стенка тонкая, иногда редуцирована до псевдоперидия): *Sorosporium*, *Ustilago*, *Sphacelotheca*...

♦ Флеогеноидная (спороношение экзогенное, с ножкой): *Phleogena*, *Atractiella*...

б. Гимноспорангиоидная группа (телейтоспоры формируют лентовидный или клавириоидный рецептакул): ♦ Гимноспорангиоидная — *Gymnosporangium*.

в. Пукциниоидная группа (мейотангии формируются в телейтопустулах, уредопустулах или непосредственно в женских концептакулах — эцидиях): ♦ Пукциниоидная — I—III-*Uredinales*.

Глава 7

Философия растительной формы

Понятие «растения» со времен Теофраста претерпело циклическую эволюцию. Первоначально оно обозначало габитуально выраженную группу живых существ, противопоставленную «животным». Со времен Линнея группа растений получает таксономический статус царства *Plantae*. В конце XX в. таксон *Plantae* вытесняется из систематики, при этом «зеленым растениям» все чаще присваивают более специфические названия, призванные подчеркнуть монофилию группы — *Viridiplantae* (Cavalier-Smith, 1998) или *Archaeplastida* (Adl et al., 2005).

Становится очевидным, что растения — это экоморфологическое понятие, и что растительная форма жизни возникала в процессе эволюции на разной биохимической, физиологической и цитологической основе (Шафранова, 1990).

В то же время в среде морфологов широко распространяется взгляд на растения как особый — модулярный — тип организации живой материи (Шафранова, 1990; Нотов, 2008). Это связано с тем, что растительные эпифеномены разложимы обычно на 2–4 уменьшающихся по масштабам серии гомологичных морфологических явлений. Организмоцентрическая парадигма, доминировавшая в традиционной морфологии, до определенной степени «скрадывала» эти серии, фиксируясь на интерпретациях растительной макроформы. Отказ от процедуры индивидуализации естественным образом произошел в области, изучающей организмы с явной нецентрализованной регуляцией формообразования. В дальнейшем стало очевидно, что такие организмы построены наподобие блочных домов или детского конструктора — они состоят из гомологичных частей, модулей, представляющих их основные морфогенетические блоки. Однако, обратная сторона модулярной парадигмы все же имеет место и она достаточно неприятна: за модулями исследователь перестает видеть растение как интегрированное целое, степень этой целостности в различных группах растительных организмов и

эволюционные тенденции растений, связанные со становлением модулей, их дифференцировкой, интеграцией и нивелировкой. В связи с этим становится достаточно очевидным: *экоморфологическое измерение остается главным в анализе растительной структуры.*

Цель настоящего очерка — представление гипотезы трехэтапной мегаэволюции растительной экоморфы. Это — не альтернативная интерпретация растительных эпифеноменов, а скорее их систематизация; не отрицание модулярной парадигмы, а встраивание ее в более широкий (с точки зрения автора) экоморфологический контекст; не возрождение организмоцентрических представлений, а обзор разнообразия и специфики организмов, характеризующихся низкой степенью целостности.

Что такое растение? Ни автотрофное питание, ни модульное строение не могут рассматриваться в качестве достаточных характеристик растительного организма, хотя их четкая взаимосвязь, равно как и связь с «растительными» типами формообразования очевидны.

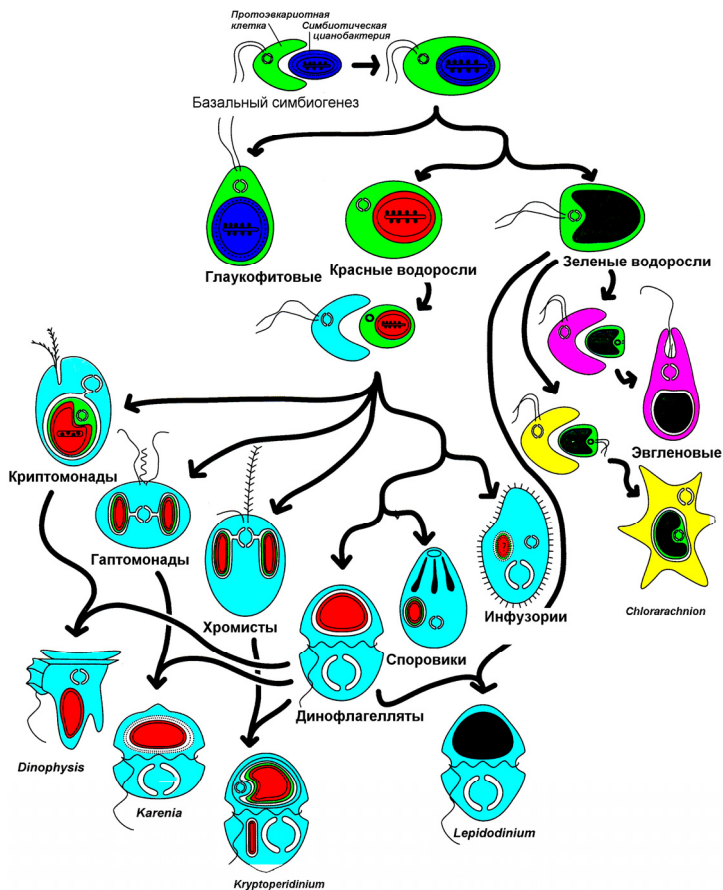
Сегодня можно считать твердо установленным фактом, что различные группы автотрофных эвкариот на клеточном уровне представляют собой химеры, продукт симбиоза автотрофной и гетеротрофной плазмы. Пластиды эвкариот — вероятно, потомки синезеленых водорослей (глаукофитовые водоросли и, возможно, хлорофиты и багрянки),⁴⁰ либо дегенерировавшие эвкариотные эндосимбионты — одноклеточные багрянки (криптомонады, хромисты, большая часть динофитовых водорослей), хлорофиты (эвгленовые, часть динофитовых водорослей) или хромисты (часть динофитовых

⁴⁰ Этот — базальный — симбиогенез, может быть, в силу своей древности, находит намного меньшее подтверждение данными клеточной биологии, нежели достаточно очевидные эвкариот-эвкариотные симбиогенезы. В частности, такая трактовка не объясняет экзон-интронной структуры хлоропластного генома, а также различного кодирования некоторых пластидных энзиматических систем у хлоробийонтов и глаукофитов (Gross et al., 1999; Nickol et al., 2000). Пластиды глаукофитов — это настоящие цианеллы, не утратившие ни пептидогликан оболочки, ни способность к азотфиксации (!), вторично замещающие здесь настоящие хлоропласты (Голлербах, Седова, 1974; Петров, 1977; Вассер, 1989; Костяев, 2001), происхождение которых остается полем гипотез. Согласно нашей гипотезе, общий предок эвкариотных пластид и цианобийонтов, обладавший способностью к окисигенному фотосинтезу (и стоявший по сути у самых истоков растительной жизни) характеризовался развитой экзон-интронной структурой генома. В дальнейшем в одной из линий развития, представленной бактериями и цианобийонтами, в связи с биохимической специализацией, геном существенно «рационализировался» и утратил экзон-интронную структуру, в то время как в другой линии развития («супрекетки» — эвкариоты) эволюция генома пошла по пути наращивания повторов и сателлитной ДНК.

водорослей — илл. 47). Во всех перечисленных линиях развития эвкариот (пожалуй, за исключением криптофитовых) наблюдается тенденция к формированию жгутиконосцами на большем или меньшем отрезке жизненного цикла неподвижной стадии, характеризующейся твердой глюкановой капсулой и формированием нечетких или четких агломераций неподвижных клеток.

Вероятно, способность к формированию глюкановой стенки эти организмы получили за счет ассимиляции соответствующих генов автотрофного эндосимбионта. Нам представляется очень удачной метафора Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1992), обозначившего взаимоотношение автотрофного эндосимбионта с гетеротрофной нуклеоцитоплазмой как «рабское» подчинение первого последней. В обмен на более энергетически стабильные условия функционирования, предшественники пластид полностью утратили самостоятельность — редукции у них подверглась главная «целеполагающая» структура — цитоскелет, значительно уменьшился геном, биосинтетические функции более чем на 50% были переданы цитоплазматическим рибосомам. По мнению Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 2002a), один только красноводорослевый эндосимбионт *Chromista* делегировал в ядерный геном более 30 генов, кодирующих ключевые протеины. Пластиды стали облигатно зависимы от нуклеоцитоплазмы по фосфату и ацетату. Большинство пластид нуждается также в низкомолекулярных азотных соединениях. Избыток произведенных хлоропластом ассимилянтов, «отчужденный продукт», откладывается растительной клеткой вовне в виде твердой оболочки. В этих условиях актуальными для клетки становятся не задачи совершенствования механизмов фаготрофии, а задачи создания наиболее эффективно организованных светособирающих комплексов, задача развития больших поверхностей. Это ключевой момент, проясняющий взаимосвязь автотрофии и стэкинга клеток по растительному типу (пальмеллы, филаменты и их агрегаты).

Актомиозиновая составляющая цитоскелета в таких условиях значительно сокращает свое влияние, безвозвратно теряя фаготрофную функцию, хотя и сохраняя ряд важных функций в клеточном морфогенезе. У ряда водорослей и грибов микрофибриллы имеют аксиальную локализацию, концентрируясь в апикальном регионе клетки, где наблюдается скопление везикул, сгружающих полисахаридный материал для надстраивания клеточной стенки (Карпов, 2000; Clémenton, 2004).



Илл. 47. Эволюционная история пластид и их «хозяев» по Keeling (2004).

У ряда зеленых водорослей и высших растений этот процесс получает наивысшую степень упорядоченности — образуется специфическая структура, именуемая *фрагмопластом*, концентрирующая цитоскелетные функции (микрофиламенты участвуют в активном транспорте везикул) и являющаяся «затравкой» строящейся оболочки: в этой области происходит слияние везикул с образованием вначале тубулярно-везикулярной сети, а затем клеточ-

ной пластики, ее центробежный рост и превращение в первичную клеточную стенку (Otegui, Staehelin, 2000; Verma, 2001). Уже исходя из очерченной морфогенетической функции растительной клеточной стенки, ее весьма трудно интерпретировать лишь как наружное отложение «отчужденного продукта»: например, у лишенного клеточной стенки растительного протопласта сразу же начинается синтез новой клеточной стенки (Mock et al., 1990), а обработанные пектиназами голые растительные протопласты лишены способности к саморепликации (Simmonds, 1992). Поэтому, у большинства растительных организмов (за очень немногими исключениями, связанными со специализацией клеточных оболочек — их окремнением или обызвестлением) оболочка рассматривается как метаболически активная часть клетки (Шарова, 2004), и одновременно, учитывая ее вовлеченность в регуляторные и сигнальные функции, она получает наименование экстраклеточного матрикса (Brownlee, 2002).

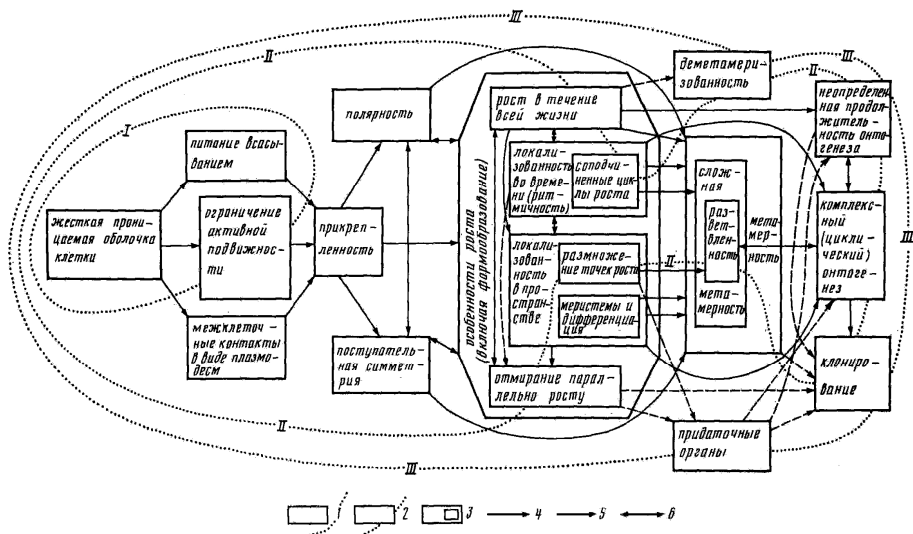
Для ряда эвкариот характерно вторичное отсутствие пластид. Со времен Клебса (Klebs, 1883) такого рода явления изучаются на эвгленах, поскольку эти жгутиконосцы обладают уникальным свойством воспроизведения апопластидных штаммов при искусственном подавлении функций хроматофоров. Нередки явления вторичной утраты пластид у криптоноад и динофлагеллят, и много примеров апопластидных организмов можно найти в царстве *Chromista* (Cavalier-Smith, 1995). Особенный интерес представляет потеря пластид эвкариотами с развитой глюкановой оболочкой. Наличие твердой клеточной стенки является непреодолимой преградой к регенерации у этих организмов фаготрофии и единственно возможным способом питания в таких условиях остается осмотрофия. Наиболее вероятно, именно таким образом произошли грибы — гетеротрофы с осмотическим питанием. Отсутствие фотозависимости явилось причиной потери грибным морфотипом признаков полярной дифференциации и более выраженной степенью взаимозаменяемости его модулей, но существенные черты растительной жизни — адсорбтивное питание, апикальный и непрерывный рост, циклический морфогенез — сохраняются у грибов в полном объеме.

В этой связи представляется интересным также анализ квазирастительных феноменов — симбиозов одноклеточных водорослей с беспозвоночными животными, из которых наиболее ярким является пример с образованием коралловых рифов в результате симбиоза *Anthozoa* и *Dinophyta*. Конечно, в создании рифовых построек принимают участие многие морские организмы

— красные, зеленые и известковые золотистые водоросли, фораминиферы, гидроидные полипы, моллюски и мшанки, но именно связка коралловые полипы — зооксантеллы, привела к формированию основы сооружения, нарастающего, как и растения апикально. Геологи называют такие сооружения биогермами (Леонтьев, 1972) что отражает в определенной степени *растительный* характер упорядочения отчужденных метаболитов в виде цементирующих известковые и кремниевые отложения биополимерных структур. Эти автотрофные системы функционируют подобно гигантским растениям, развивающимся при очень низких концентрациях органики и биогенных элементов в омывающих их водах (Crossland, 1983; Сорокин, 1990). Отличия от растений определяются гаустрированной структурой сомы *Anthozoa*, ограничивающей тенденцию неограниченного древовидного ветвления метамеров, а также гастральной (а не экстраматрикальной) системой интеграции метамерных структур, но общее оформление деятельности утрачивающих автономность симбионтов у «автотрофных» коралловых полипов и растений весьма сходно.

Таким образом, *сущностной чертой растительной формы жизни является отчуждение части ассимилированного материала в клеточную оболочку, что определяет ее архитектурные особенности и тенденция к экстенсивной мультипликации элементарного морфогенетического материала, проявляющейся феноменом «открытого роста»* (илл. 48). Обе эти характеристики глубоко взаимосвязаны, характеризуя по сути одно явление — крупномасштабный морфогенетический эффект пластиндно-нуклеоцитоплазматического взаимодействия. При этом жгутиконосцев, несущих пластиды, но лишенных на протяжении всего жизненного цикла глюконовой оболочки, относить к растениям не следует, в то время как рассмотрение в качестве растительных организмов грибов (не миксомицетов!) сомнений у морфологов вызывать не должно (Шафранова, 1990).

Следует подчеркнуть, что только в очерченном выше, сущностном плане целесообразно говорить о «растении в целом». Это связано с тем, что в морфогении растительных организмов отчетливо выделяется ряд вех, каждая из которых требует отдельного анализа. Далее будут рассмотрены наиболее значимые из них.



Илл. 48. Существенные черты растительной формы жизни по Л. М. Шафрановой (1990). Уровни морфологической дифференциации: I — одноклеточные, II — низшие надодноклеточные, III — высшие. Соотношение признаков: признак встречается I — у всех организмов, лишь у части организмов данного уровня дифференциации, 3 — соотношение «целое-часть». Причинно-следственные связи: 4 — обязательная, 5 — необязательная, 6 — взаимообусловленность признаков.

I. Протофиты. Для этой стадии развития растительных экоморф характерна выработка клеткой глюкановой капсулы — слизистого чехла или твердой оболочки, а также тенденция клеток к образованию рыхлых колоний или имеющих замкнутый рост ценобиев, но способность к пролонгации вегетативного деления с образованием многоклеточных структур открытого роста этими организмами еще не выработана. В табл. 6 приведены основные группы организмов, фиксирующих эту стадию развития, и их морфологическое подразделение. Каковы же наиболее общие черты обсуждаемого типа растительной организации?

1). Тенденция к открытому росту просматривается здесь достаточно четко, но рост как таковой еще не получает подлинно растительного оформления. В макроскопическом плане протофиты представляют собой нейстонные пленки, планирующие в толще воды ценобии, слизистые или порошащие налеты на погруженных или надземных поверхностях.

2). Ввиду отсутствия у протофитов регулярно повторяющейся надклеточной структуры очевидно некорректно говорить о наличии у них морфогенетических модулей; единственным «модулем» в данном случае является сама клетка.

3). Понятие организма (особи) в данной группе редко было предметом сравнительного рассмотрения и унификации. У одноклеточных жгутиконосцев организмом обычно называют монадную стадию, в то время как пальмеллоидный «растительный» отрезок онтогенеза именуют *колонией*. Здесь применение достаточно многозначного термина «колония» — в отличие от случая с истинными модулярными организмами — вполне оправданно. Наиболее дифференцированными являются слизистые колонии, которые могут быть глеоцистоидными (с концентрической слоистостью) или дендронидными. Экоморфологическая субъектность выражена у про-

Таблица 6

Морфологическое разнообразие водорослей — «протофитов»

Тип структуры	Морфологическая характеристика	Отдельные представители
Пальмеллоидный	Вегетативная фаза жизненного цикла представлена агрегацией клеток, погруженных в общий слизистый матрикс, разрастающийся в результате деления клеток в ослизненном состоянии.	<i>Aphanothece</i> , <i>Gloeocapsa</i> , <i>Merismopedia</i> , <i>Microcystis</i> (<i>Cyanoprokaryota</i>), <i>Euglena</i> (<i>Euglenida</i>), <i>Chrysocapsa</i> , <i>Geochrysis</i> , <i>Hydrurus</i> , <i>Phaeocystis</i> (<i>Chrysophyta</i>), <i>Heterogloea</i> , <i>Mischococcus</i> (<i>Xanthophyta</i>), <i>Vacuolaria</i> (<i>Chloromonada</i>), <i>Gloeodinium</i> (<i>Dinophyta</i>), <i>Cyanophora</i> (<i>Glaucophyta</i>), <i>Porphyridium</i> , <i>Rhodospira</i> (<i>Rhodophyta</i>), <i>Asterococcus</i> , <i>Chlorococcum</i> , <i>Gloeodendron</i> (<i>Chlorophyta</i>)
Коккоидный	Вегетативная фаза жизненного цикла представлена одиночными неподвижными клетками, колониями или ценобиями	<i>Clastidium</i> , <i>Prochloron</i> (<i>Cyanoprokaryota</i>), <i>Chrysothrix</i> , <i>Pterosperma</i> , <i>Phaeodactylum</i> (<i>Chrysophyta</i>), <i>Coscinodiscus</i> , <i>Pinnularia</i> , <i>Thalassiosira</i> (<i>Bacillariophyta</i>), <i>Botrydium</i> , <i>Characiopsis</i> , <i>Chy-</i>

		<i>tridiochloris</i> , <i>Pleurogaster</i> , <i>Tetradriella</i> (<i>Xanthophyta</i>), <i>Cystodinium</i> , <i>Dinococcus</i> , <i>Gymnocystodinium</i> , <i>Tetradinium</i> (<i>Dinophyta</i>), <i>Cyanidium</i> (<i>Rhodophyta</i>), <i>Actinotaenium</i> , <i>Chlorella</i> , <i>Penium</i> , <i>Pleurococcus</i> , <i>Tetradron</i> , <i>Volvulina</i> (<i>Chlorophycophyta</i>)
Вольвокаль- ный ⁴¹	Вегетативная фаза представлена своеобразными планирующими шаровидными колониями окрашенных жгутиконосцев; характеризуется замкнутым ростом	<i>Gonium</i> , <i>Pandorina</i> , <i>Raciborskiella</i> , <i>Stephanosphaera</i> , <i>Volvox</i> (<i>Chlorophycophyta</i>)
Сарциноидный	Для вегетативной фазы характерно сочетание коккондного габитуса со способностью к десмосхизису, происходящему в разных плоскостях и приводящему к образованию (легко распадающихся) пакетов клеток	<i>Eucapsis</i> (<i>Cyanoprokaryota</i>), <i>Apatococcus</i> , <i>Borodinella</i> , <i>Chlorosarcina</i> , <i>Chlorosarcinopsis</i> , <i>Chlorosphaeropsis</i> , <i>Planophila</i> , <i>Tetracystis</i> (<i>Chlorophycophyta</i>)

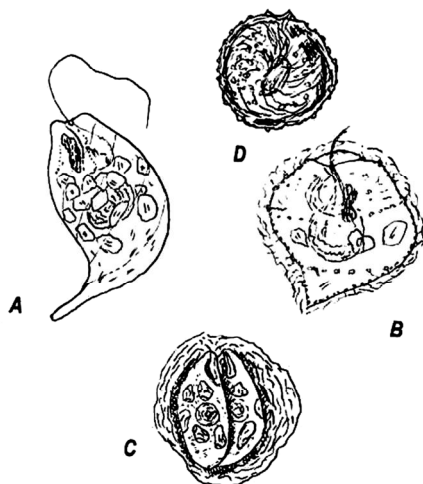
тофитов на клеточном уровне, поскольку именно на этом уровне оказываются совмещенными вегетативная и генеративная функции, при том, что ни одна из функций регуляции жизнедеятельности не вынесена на супрацеллюлярный уровень.

В ряде таксонов жгутиконосцев, прежде всего у эвгленовых и криптофитовых, «растительный эксперимент» не пошел далее безжгутикового состояния и непродолжительного периода «вегетации» в состоянии пальмеллы (илл. 49). Основная эволюционная тенденция этих организмов — совершенствование монадной организации:

«Интересное ответвление от *Euglena* представляет богатый видами род *Trachelomonas*, тело которых, хотя и обладает сильной метаболией, но выработало твердую скорлупку вроде домика, так что движение обуславливается только жгутом, выходящим из отверстия скорлупки» (Еленкин, 1924). Следует отметить, что другие «ответвления от *Euglena*» еще более специализированы по линии совершенствования монадной организации — многие жгутиконосцы этой группы вторично потеряли пластиды и перешли к осмотрофии

⁴¹ Данный тип организации фиксирует рубеж «растительного» и «животного» типов формообразования. Не случайно одной из наиболее солидных гипотез происхождения протозойной планулы является «вольвокальная» (см. Шульман, 1974).

(*Aphagea*), приобретя конвергентное сходство с исконно гетеротрофными эвгленоидами *Peranematida* (Cavalier-Smith, 1993; Zmitrovich, 2003; Adl et al. 2005). В этой связи отнесение данных организмов к растениям вряд ли оправданно.



Илл. 49. *Euglena caudata* Hübner (по Змитрович, 2003): А — трофозоит, В — клетка, потерявшая жгутик перед образованием пальмеллы, С — пальмелла, D — циста.

Если гемимонадные формы протофитов морфогенетически связаны с монадными, то часть коккоидных форм, например, водоросль *Trentepohlia*, дрожжевые грибы, несомненно, является продуктом симплификации более развитых растительных форм (Gäumann, 1964; Seravin, 2001, Змитрович, 2006а).

II. Кладофиты. Более в сторону «растительной» трансформации продвинулись формы, характеризующиеся десмосхизисом, ведущим к образованию линейных клеточных агрегатов — филаментов, их систем и производных, иногда неклеточных, структур. Встраивание систем филаментов в конкретные пространственные контуры, характеризующиеся более или менее выраженной анизотропией, является причиной известной морфологической дифференциации: прежде всего, формируются базальные структуры — осевые филаменты или кладомы, и системы придаточных филаментов — плевридиев.

Первоначально термины «кладом» и «плевридий» использовались лишь в морфологии красных водорослей (L'Hardy-Halos, 1966, 1970), но затем Шадфо (Chadefaud, 1968, 1975) вполне оправданно распространил их намного шире, охватив ими по сути все филаментозные таллофиты, включая грибы.

Разнообразие морфотипов кладофитов и их морфогенетические взаимоотношения, а также связь с соответствующими группами протофитов, представлены в табл. 7. и илл. 9.

Общими их чертами являются апикальный рост и наиболее ярко выраженные феномены модулярного строения, обозначенные Шафрановой, Л. Е. Гатцук (1994) и А. А. Нотовым (2008) как *циклический морфогенез, динамизм макроструктуры, варьирование модулей, пассивное взаимодействие с окружающей средой, неадресованный тип передачи информации*. В силу перечисленных особенностей роста кладофитов проблема индивидуума (организма) в этой группе стоит наиболее остро. Ряд авторов склонен рассматривать талломы модулярных организмов в качестве колоний. Действительно, структуры, образовавшиеся в результате нерасхождения клеток и затем мультипликации, циклично-стохастичного самоповторения модулей рассматривать в качестве организма, особенно под спудом его зооцентрического понимания, достаточно сложно. Однако, и термин «колония» нам представляется не вполне удачным, поскольку, прежде всего, охватываемый им здесь круг явлений существенно отличается от того, что мы наблюдали у протофитов.

В своей интерпретации понятия колонии мы придерживаемся определения, данного в Словаре грибов Айнсворта и Бисби по отношению к колонии бактерий или дрожжей: «масса индивидуумов, обычно одного вида, живущих вместе» (Kirk et al., 2001). Пространственная ассоциация кобионтов, без существования централизованной или квазицентрализованной интеграционно-регуляционных систем в таком понимании является наиболее существенным моментом и делает, кстати, термин «колония» *универсальным* — пригодным для обозначения как «рыхлых» клеточных ассоциаций, так и ассоциаций унитарных организмов (например, «колония пингвинов»). Называть колониями культуры грибов, растущие в чашках Петри, конечно, можно, но здесь следует различать метафорическое и общебиологическое звучания термина.

Очевидно, в поиске адекватного понятия в приложении к кладофитам необходимо четко разграничивать аспекты рассмотрения этого феномена. В кариологическом плане имеет смысл гово-

речь о клоне, или клональной популяции. В общеморфологическом аспекте здесь наиболее уместным нам кажется термин симподий, к которому могут быть сведены все базальные и надстраивающиеся на них структуры. Более конкретно, на наш взгляд, особенности этой структуры могут быть выражены термином мультикладом, учитывающим существенную ее особенность — мультипликацию кладомов. Выделенность мультиклада определяется выраженностью его *экоморфологической субъектности* и существенно варьирует в зависимости от условий развития. Здесь имеет смысл рассмотреть лишь два предельных случая.

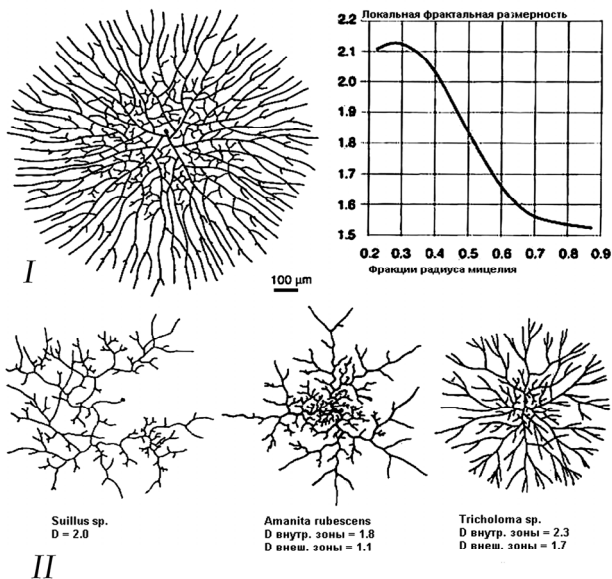
1). Мультикладом в квазиизотропных условиях. Анизотропию среды можно частично снять, поместив, например шарообразный мультикладом *Cladophora glomerata* из зоны прибоя в водоем со стоячей водой или аквариум. С течением времени мы будем наблюдать восходящее разрастание кладофоры от «затравочного» мультиклада по всему объему в виде рыхлой сети. Закономерности развертывания этой, в общем-то принципиально не ограниченной, структуры по сути те же, что и при стохастической итерации фрактальной структуры «дерева Пифагора» в различных плоскостях. Стохастическая составляющая роста мультиклада связана с локальными неоднородностями среды, которые не удалось снять в условиях опыта. Экоморфологической субъектностью (= индивидуальностью) в данном случае обладает лишь структура как целое, а ее «границы» должны в общем случае совпадать с границами пространственного контура с локальным экологическим режимом.

Рассмотрим теперь развитие субстратного мицелия гриба. Вследствие отсутствия фотозависимости с ее поляризующим морфогенетическим эффектом, а также более плотной среды развития, смягчающей морфогенетические эффекты гравитации, вегетативное тело грибов характеризуется еще меньшей степенью целостности. Прорастающий из споры мицелий характеризуется радиальным ростом (илл. 50). Плотность радиально растущего мицелия (D) распределена в пространстве неравномерно. Она связана с биомассой соотношением

$$M = kr^D,$$

где M — биомасса, r — радиус, k — коэффициент, отражающий фрактальную размерность (Locquin, 1984; Ritz, Crawford, 1990; Clémentçon, 2004). Как видно на илл. 50, внутренняя зона нарас-

тающего мицелия может быть значительно плотнее внешней, но у ряда видов распределение плотности еще сложнее. Е. Ю. Быстровой с соавт. (2001) показано, что при культивировании несовершенных мицелиальных грибов на твердых питательных средах разного состава и толщины могут возникать различные формообразования: «сплошной газон» (оптимальные среды и обедненные среды высокой толщины), фрактальные разветвленные структуры (тонкие, обедненные углеродом среды) и периодические зональные структуры. Последние образуются в строго определенных условиях начальных концентраций субстрата. Этими же авторами показано, что культивирование мицелиальных грибов в анизотропных условиях, в частности, при наличии значительного градиента концентрации источника углерода, может приводить как к нарушению симметричности колонии, так и к появлению смешанных типов колоний, совмещающих, например, кольцевые и фрактальные структуры.



Илл. 50. Распределение плотности мицелия по радиальным фракциям при выращивании некоторых базидиомицетов *in vitro* (по: Cl  men  on, 2004): I — *Coprinus sterquilinus* и фрактальные размерности различных зон его мицелия; II — распределение плотности нарастающего мицелия некоторых других базидиальных грибов.

Морфологическое разнообразие водорослей и грибов — «кладофитов»
[сост. по: Вассер, 1989; Moore, 1971; Kreger-van Rij, Veenhuis, 1972; Powell, 1974; Jeffries, Young, 1979]

Тип структуры	Морфологическая характеристика	Отдельные представители
Нитчатый ⁴²	Таллом состоит из простых или ветвящихся слабо дифференцированных нитей, происходящих в результате вегетативного деления клеток в одной плоскости	<i>Hapalosiphon</i> , <i>Mastigocladus</i> , <i>Rivularia</i> , <i>Scytonema</i> (Cyanoprokaryota), <i>Apistonema</i> , <i>Nematochrysis</i> , <i>Phaeothamnion</i> (Chryso-phyta), <i>Bumilleria</i> , <i>Heterodendron</i> , <i>Heterothrix</i> , <i>Tribonema</i> (Xantho-phyta), <i>Bodanella</i> , <i>Pleurocladia</i> (Phaeophyta), <i>Dinothrix</i> , <i>Dinoclo-nium</i> (Dinophyta), <i>Bangia</i> , <i>Erythrotrichia</i> (Rhodophyta), <i>Cyl-indrocapsa</i> , <i>Monostroma</i> , <i>Oedogon-ium</i> , <i>Pleurochloris</i> , <i>Ulothrix</i> , <i>Zygnema</i> (Chlorophycophyta)
Разнонитчатый	Таллом состоит из ветвя-щихся дифференцирован-ных плагиотропных и орто-тропных нитей.	<i>Fischerellopsis</i> (Cyanoprokaryota), <i>Heterococcus</i> (Xanthophyta), <i>Streblonema</i> (Phaeophyta), <i>Batrachospermum</i> , <i>Chantransia</i> , <i>Compsopogon</i> , <i>Kylinella</i> , <i>Sirodotia</i> (Rhodo-phyta), <i>Chaetophora</i> , <i>Chara</i> , <i>Coleochaete</i> , <i>Draparnaldia</i> , <i>Draparnaldiopsis</i> , <i>Fritschiella</i> , <i>Stigeoclonium</i> (Chlorophycophyta)
Псевдопарен-химатозный	Результат срастания нитей сильно разветвленной раз-нонитчатой структуры	<i>Chorda</i> , <i>Ralfsia</i> , <i>Lithoderma</i> (Phaeophyta), <i>Corallina</i> , <i>Dumonia</i> , <i>Lemanea</i> , <i>Nemalion</i> , <i>Scinaia</i> , <i>Thorea</i> (Rhodophyta), <i>Protoderma</i> (Chlorophycophyta)
Паренхиматоз-ный	Результат деления клеток первичных нитей в разных плоскостях с образованием настоящей паренхимы, выполняющей основные объе-мы таллома	<i>Fucus</i> , <i>Laminaria</i> , <i>Lessonia</i> , <i>Macrocystis</i> , <i>Postelsia</i> (Phaeophyta), <i>Chondrus</i> , <i>Delesseria</i> , <i>Porphyra</i> (Rhodophyta), <i>Enteromorpha</i> , <i>Ulva</i> (Chlorophycophyta)
Сифональный	Нитевидный, пузыревид-ный, грибоподобный или пластинчатый таллом, ли-шенный большей части перегородок между клет-ками	<i>Botrydium</i> , <i>Vaucheria</i> (Xantho-phyta), <i>Bryopsis</i> , <i>Caulerpa</i> , <i>Codium</i> , <i>Derbesia</i> , <i>Halicystis</i> , <i>Pro-tosiphon</i> , <i>Valonia</i> (Chlorophycophyta)

⁴² Отдельной строчкой должны идти специализированные эпизойные гетеротрофные формы, характеризующиеся нитчатой (одноосевой кладомной) структурой ограниченного роста — *Laboulbeniomyces*, *Trichomyces* р.р. и *Florideophyceae* р.р.

Сифонокладальный	Разветвленные нитевидные или пузыревидные слоевища, составленные многоядерными сегментами, образовавшимися в результате сегрегативного деления изначально сифонального таллома	<i>Anadyomene, Chaetomorpha, Cladophora, Dictyosphaeria, Spongomorpha, Siphonocladus, Valonia (Chlorophycophyta)</i>
Ценоцитный грибной	= Апопластидный сифональный	<i>Gonapodya, Endogone, Entomophthora, Mucor, Rhizopus (Archemycota), Bremia, Peronospora, Pythium, Phytophthora, Saprolegnia (Oomycetes), Pneumocystis (Ascomycota)</i>
Голоцитный грибной	Продукт симплификации эндобionтного ценоцитного таллома	<i>Blastocladiella, Chytridium, Endochytrium, Nowakowskiella, Rhizidium (Archemycota), Anisopidium, Hyphochytrium, Rhizidiomyces (Oomycota)</i>
Сегментоцитный грибной	= Апопластидный сифонокладальный	<i>Gilbertella, Powellomyces (Archemycota), Dothidea, Hypocreopsis, Morchella, Neurospora, Taphrina (Ascomycota), Exobasidium, Puccinia, Ustilago (Teliomycota), Boletus, Cantharellus, Exidia, Trametes (Basidiomycota)</i>

Оппозиция «кладом-плевридий» в условиях обитания вегетативного тела гриба подвижна и ситуационна. Если принять за кладомы радиально нарастающие лучи, а за плевридии — их придатки, то можно констатировать стохастичность траектории «главных» осей в зависимости от топологии и мобилизационных характеристик субстрата. С течением времени скорость образования новых ветвлений мицелия тормозится вследствие «перенаселения» фрагмента субстрата мультикладами, развившимися за предельную площадь поверхности и соответствующей ингибиции верхушек роста с параллельным отмиранием части гиф. Описанные процессы лежат в основе рассмотренных выше феноменов «фрактальности»⁴³ и зональности мицелия грибов.

Сложности приложения понятия организма (особи, индивидуума) в отношении вегетативного мицелия анализировались в ряде работ Рэйнера (Todd, Rayner, 1980; Rayner, 1991) и не были

⁴³ Кавычки связаны с тем обстоятельством, что на самом деле *все* структуры, наблюдавшиеся Е. Ю. Быстровой и соавт. являются фракталами — просто различного масштаба.

окончательно разрешены. Понимание особи у высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов) затруднено еще тем фактом, что их субстратный мицелий эквивалентен понятию спорофита (споронта), тогда как в структурах воздушного мицелия совмещены как структуры спорофита, так и «гаметофита» (гамонта) — проаски-аски, пробазидии-базидии. Критерий генетической гомогенности (Dahlberg, 1997) здесь вряд ли может быть полезен — ведь мицелий внутри субстрата стохастически фрагментируется и каждый фрагмент (в таком контексте) имеет полное право быть признанным «особью»; вполне может иметь место и обратная ситуация «мицелиального континуума» (Бондарцева, 2001), когда понятие «особи» может быть распространено на ценопопуляцию. В таких обстоятельствах чуть ли не наиболее приемлемым выходом оказывается задаться вопросом о грибных пропагулах (спорах) как кандидатах на роль «особи» (Плотников, 1979). Однако, как будет показано несколько ниже, вопрос об особи у грибов тесно связан с развитием структур воздушного мицелия в резко анизотропных условиях.

2). Мультикломом в анизотропных условиях. Поляризующий морфогенетический эффект можно рассмотреть на примере автотрофных багрянок, испытывающих, как правило, некоторый дефицит света. Здесь дифференциация кладомы / плевридии поддерживается всем строем растения и регулируется посредством ауксинов. По мере развертывания фотосинтетической структуры растения и его аксиальных элементов, рост части придаточных ветвей ингибируется — они превращаются в плевридии, формирующие структуры усложняющегося слоевища — коровую и подкоровую зоны, концептакулы и т. д. Ингибирующее влияние оси может быть снято при изменении ее ориентации в ходе, например, перестройки формы роста — тогда плевридий превращается в кладом. Здесь проявляется правило, четко сформулированное Л. П. Перестенко (1972): «плевридии являются абортивными кладомами».

Карпогенез базидиомицетов хорошо изучен (Reijnders, 1977; Clémençon, 2004; табл. 8), а применение сканирующего электронного микроскопа (Massicotte et al., 2005), несомненно, добавит новых данных, касающихся реконструкции трехмерной картины этого процесса, в частности, позволит оценить масштаб явлений спиральной симметрии у грибов. Поэтому здесь мы ограничимся лишь наиболее существенными замечаниями.

Рост плодового тела происходит уже в резко анизотропных условиях, среди которых выделяются 2 ведущих фактора — инсоляция и гравитация. — Воздействие инсоляции осуществляется,

по-видимому, по нескольким каналам: изменения углеводного обмена, транскрипции и биосинтеза белка, ферментативной активности, проницаемости клеточной стенки. В это воздействие оказываются включенными ряд протеинов клеточной стенки и цитоплазмы, а также низкомолекулярные факторы внутриклеточной сигнализации, активизирующие цитоскелет, *направляющий* в свою очередь ростовые процессы (Yli-Mattila, 1990; Wessels, 1997; Howard, Gow, 2007; Потапова, 2008) (илл. 51, 52).

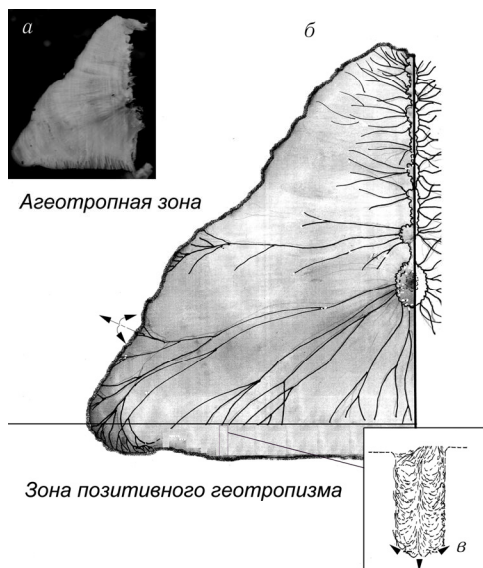
Таблица 8

Особенности карпогенеза агарикоидных базидиомицетов
(по: Reijnders, 1963; Горовой, 1990; Clémenton, 1997, 2004)

Типы развития	Признаки	Примеры
ГИМНОКАРПНЫЙ	гимений без покровных плектенхим, край шляпки не прирастает к ножке ни на одной из стадий карпогенеза	<i>Neolentinus degener</i>
ПЕРВИЧНО-АНГИОКАРПНЫЙ	гимений изначально развивается под покровом плектенхим	
Моновелангиокарпный	развивается только общее покрывало	<i>Gymnopilus penetrans</i>
Паравелангиокарпный	развивается только частное покрывало	<i>Micromphale ramealis</i>
Бивелангиокарпный	развиваются общее и частное покрывало	<i>Pholiota flammans</i>
Гиповелангиокарпный	покрывало имеется на ранних стадиях развития, исчезает при созревании базидиомы	<i>Flammulina velutipes</i>
Метавелангиокарпный	покровные структуры примордия замещаются новыми выделенными покрывалами	<i>Boletus pruinatus</i>
Бульбангиокарпный	гименофор закладывается внутри примордия, общее покрывало дифференцируется из внешнего слоя примордия	<i>Volvariella volvacea</i>
Гимнангиокарпный	гименофор закладывается внутри примордия, покрывала не дифференцируются	<i>Conocybe intrusa</i>
ВТОРИЧНО-АНГИОКАРПНЫЙ	гимений вторично закрывается покровными плектенхимами	
Стиптангиокарпный	покровные плектенхимы нарастают от ножки	<i>Mycena stylobates</i>
Пилангиокарпный	покровные плектенхимы нарастают от края шляпки	<i>Paxillus involutus</i>
Миксангиокарпный	покровные плектенхимы нарастают одновременно от ножки и от шляпки	<i>Lentinus tigrinus</i>

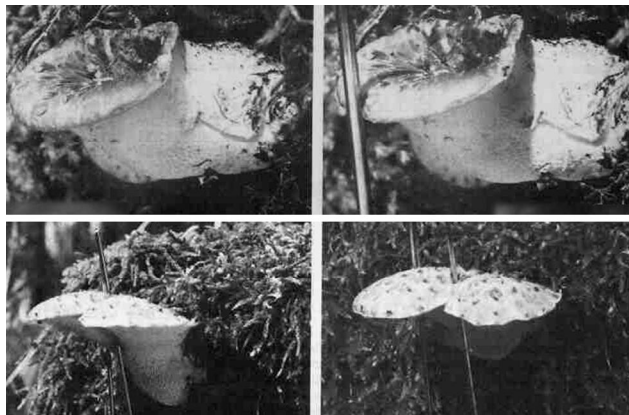


Илл. 51. Монстрозная форма *Neolentinus lepideus*, проявившаяся в темном погребе, освещавшемся лишь через небольшое вентиляционное окно: сохранившиеся димитические когтевидные примордии свидетельствуют о нескольких «попытках» гриба выбрать направление роста, а вытянутая ножка демонстрирует магистральное направление потока гифальной массы в наиболее освещенную (и менее влажную) область местообитания. (Ориг.).



Илл. 52. Инсоляционно-детерминированная модель морфогенеза базидиомы трутового гриба (ориг.): а — Разрез однолетней базидиомы *Fomitopsis pinicola* (направления роста мицелия соответствуют ориентации пучков волокон), б — схема, демонстрирующая инсоляционно-лимитируемые потоки гифальной массы: формирующаяся в ходе роста базидиомы теневая зона («зона позитивного геотропизма») с течением времени становится основным очагом нарастания: гифы центральной части трубочек стремятся к дневной поверхности, по достижении которой меняют направление роста (рис. в); трубочки таким образом нарастают в длину.

Результатом пока еще до конца не расшифрованных взаимодействий между грибными филаментами оказываются четко (термически) определенные контуры экспансии гифальной массы. Изучение феномена гаптоморфоза у трутовых грибов (Nuss, 1980) позволяет проследить потоки гифазмы по температурному градиенту с обтеканием «теплой» ксеносомы по индивидуально выработавшимся у каждого вида в конкретных условиях инсоляции траекториям (илл. 53).



Илл. 53. Явление гаптоморфоза при развитии плодового тела базидиомицета *Polyporus squamosus*: обтекание ксеносомы (вертикальной спицы) гифазмой (по: Nuss, 1980).

Воздействие гравитации выражается в дифференциации воздушного мицелия на две основные — отрицательно и положительно геотропичную — модификации. Отрицательно геотропичный мицелий представляет менее экономичную — ортотропную — форму роста, первичную в морфогенетическом плане.

Гифальная масса характеризуется фонтанным ростом, осложненным феноменами суперупаковки, спирального закручивания и в некоторых случаях тургорного вздутия клеток сердцевинных филаментов. Положительно геотропичный воздушный мицелий характеризуется разновидностями простратной (плагиотропной) формы роста, в общем хорошо соответствующими таковым у ряда автотрофных таллофитов (Змитрович, 2005).

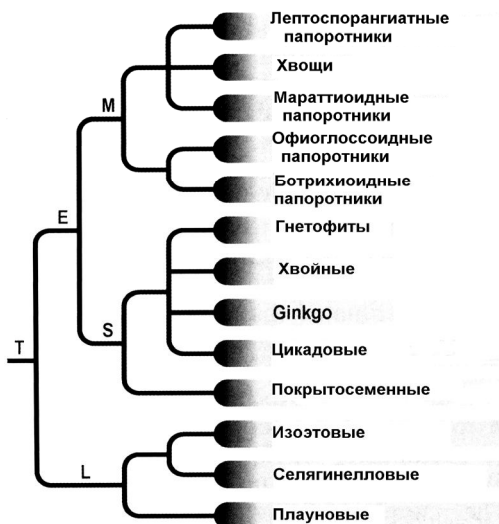
Влияние сил гравитации снимается здесь за счет формирования осевыми филаментами простирающейся по субстрату и за-

крепленной на нем структуры, в которую встраивается плевридиальный матрикс генеративной сферы. Имеется также переходные между ортотропными и плагиотропными формами роста феномены, когда осевые филаменты получают гемисферическую или веерообразную укладку — т. н. плевротоидные, тиромицетоидные, фомитоидные плодовые тела. Гифы обеих модификаций воздушного мицелия имеют тенденцию к необратимой дифференциации — в итоге плодовое тело гриба утрачивает основной атрибут модулярности — взаимозаменяемость модулей, — и получает достаточно высокую степень целостности. Несмотря на кажущийся с первого взгляда «примитивизм» интерпретации плодового тела гриба в качестве особи, следует отметить, что эта структура является средоточием действующих на грибной организм факторов отбора, а *каждому плодовому телу энергетически соответствует определенное количество субстратного мицелия*, — эта связка как раз и обладает экоморфологической (и эволюционной) субъектностью (Змитрович и др., 2003).

Лихенизированные грибы, вместе со вторичным приобретением фотозависимости, полностью восстанавливают характерную для растения макроструктуру, являя блестящий пример ретроконвергенции. Гипоталлий лишайников, в отличие от нелихенизированных грибов, вынесен над субстратом, а кладоталлий выстроен как у автотрофных псевдопаренхиматозных водорослей.

III. Телофиты. Этот термин обозначает высшие, или побеговые растения, среди которых встречаются как бессосудистые (мохообразные), так и сосудистые, составляющие основу наземной растительности (илл. 54). Этот гигантский пул оформился в недрах зеленых водорослей [наиболее близкими из сохранившихся групп *Chlorophycophyta* являются *Coleochaetales* и *Charales* — см. McCourt et al. (2000); Lewis, McCourt (2004)], при этом трансформации водорослевого морфотипа были радикальны. Согласно гипотезе Этсатта (Atsatt, 1988), возникновение сосудистой и опорно-механической систем у гипотетического предка сосудистых растений произошло в результате рекомбинации геномов зеленой водоросли (отвечает за формирование паренхимных тканей) и внедрившегося в нее паразита из аскомицетов или багрянок (отвечает за развитие гетеротрофных фунгоидных тканей). Другие авторы (Jeffrey, 1962; Каратыгин, 1993) на рекомбинации геномов не настаивали, но указывали на важное морфогенетическое значение микобионта в принципиальном обновлении архитектоники первенцев суши. В нашей работе трехлетней давности мы отмечали, что фун-

гоидные ткани высших растений появились в результате функциональной дифференциации и получили конвергентное сходство с грибами (Zmitrovich, 2003). Именно конвергентные сходства растительных филаментов с гифами заставляют некоторых современных исследователей относить ископаемый род *Prototaxites* к грибам (Burgess, Edwards, 1988; Hueber, 2001) или лишайникам (!) (Selosse, 2002).



Илл. 54. Филогенетические взаимоотношения между основными группами сосудистых растений по Pryer et al. (2004): Т — сосудистые растения (трахеофиты), L — плауновидные (ликофиты), E — листостебельные растения (эвфиллофиты), M — папоротники (монилофиты), S — семенные растения (сперматофиты).

Следует согласиться с исследователями, указывающими на разноритчатый таллом в качестве исходного для формирования супракладомной структуры высшего растения. Паренхима возникает независимо у бурых, красных и зеленых гетеротрихальных водорослей в результате приобретения клетками первичных нитей способности делиться в различных плоскостях. Ее формирование «...по-видимому, стало возможным лишь при наличии некоторого “запаса” специализации, “накопленного” эволюционировавшей нитью» (Перестенко, 1972). Сочетание паренхиматических и филаментарных структур оказалось перспективным для создания но-

вой растительной архитектоники. Французский морфолог Шадфо (Chadefaud, 1968) оставил очерк, позволяющий просматривать останцы кладомов в теле высшего растения любой степени сложности: параллели и гомологии просматриваются в работе апикальных клеток, формировании кортикальных и васкулярных структур, интегрируемых паренхимами, придаточных структур типа «филлидиев», а у ряда групп также в формировании, — помимо апикальных, — вставочных и пазушных меристематических зон.

Супракладомная растительная структура на новом уровне повторяет поведение кладомной — для нее характерны открытый рост, симподиальность, явления модулярности (которые мы в приложении к данному случаю назовем метамерией). Устойчивость супракладомной структуры в условиях суши достигается во многом за счет отложения в растительной оболочке лигнина. Этот отсутствующий у водорослей гидрофобный полифенольный биополимер цементирует фибриллы целлюлозы и, отлагаясь во вторичной оболочке клеток проводящих, механических и покровных тканей, делает ее прочной и устойчивой к внешним воздействиям, а массивные сомы наземных растений способными к ортотропному росту. Следует, однако, отметить, что Н-разновидность лигнина (гидрофенильный лигнин) встречается не только в клетках одревесневших растений, но также у трав, в вайях папоротников и листьях мхов (Манская, Кодина, 1975), что, кстати, делает «регрессивные» интерпретации морфологами некоторых из перечисленных групп (Church, 1919; Тахтаджян, 1950; Chadefaud, 1950, 1979) не только умозрительными.

Попытка свести разнообразнейшие феномены, демонстрируемые супракладомной структурой к некоторым инвариантам была предпринята Циммерманом и его последователями (Zimmermann, 1930, 1956; Thomas, 1932; Wilson, 1953; Jeffrey, 1967); эти взгляды получили название «новой», или теломной морфологии. Согласно данным представлениям, все системы органов высшего растения происходят из слабо морфологически расчлененных структур, известных у ряда девонских псилофитовых, — т. н. теломов (конечных отростков дихотомического ветвления) в результате серии типовых преобразований, таких как *перевершинивание*, *планация*, *срастание*, *редукция* и *рекурвация*. Уже у ископаемых *Rhyniaceae* намечаются стерильные (филлоиды) и фертильные (спорангии) теломы. В результате объединения теломов образуются синтеломы, при этом из симфиллоидов возникают листья и осевые побеги, тогда как фертильные синтеломы трансформируют-

ся в спорофиллы. Цветок возникает как структура, объединяющая спорангии и филлоиды, т. е. представляет смешанный синтелом, развивавшийся параллельно структурам «вегетативного побега».

Теломные представления в процессе своего развития вызвали несколько «волн» морфологических дискуссий, которые оказались в конечном итоге полезными и в целом не смогли существенно размыть теоретический базис новой морфологии. А. Л. Тахтаджян (1952) противопоставил теломной морфологии собственные, развивающие теорию «каулоидов, филлоидов и ризоидов» Линье (Lignier, 1908), и в целом близкие к теломным, представления. Теломную морфологию он обвинял в идеализме (за стремление к поиску прообраза или архетипа) и, соответственно, критиковал за смешение «вторично упрощенных псевдотеломных структур» с «настоящими теломами». В заключение Тахтаджян констатирует:

«... "Псилопсид-центрированная" морфология не менее опасна, чем "ангисперм-центрированная", и первая даже опаснее, чем вторая. Она мешает видеть то качественно новое, что возникло в процессе длительной эволюции у высших форм. Исследователь должен идти от низшего к высшему, от простого к сложному, раскрывая при этом каждый раз то новое, что возникло в процессе качественных преобразований...».

Корнер (Cagner, 1966b), критикуя новую морфологию, развивал примерно ту же тему: «старая» морфология реконструирует пути морфогении, опираясь на рецентные формы, в то время как «новая» морфология «открывает в ископаемых концепции ... и переносит их на современные растения». Далее он пишет, что хорошо представляет себе листья (= дорзивентральные придатки стебля) — какими бы видоизмененными они ни были, и может безошибочно распознать их в любой форме, в отличие от «филломов», «гонофиллов» и «гинокладов» теломной морфологии, ибо «они (листья — *авт.*) являются не постулатами или концепциями, но вещами, которые можно отрезать и показать другим».

На это можно заметить следующее. По-видимому, теоретическая морфология не должна быть «центрированной» вовсе, поскольку изначально направлена на поиск неких морфогенетических инвариант — рефренов в понимании С. В. Мейена (Meulen, 1978; Мейен, 1990), — которые нельзя «отрезать и показать другим». Не подлежит какому-либо сомнению, что теломная морфология внесла существенный вклад в формирование представлений о морфогении

осевых и придаточных органов высших растений и, сняв дихотомию «стебель-лист» традиционной морфологии, открыла дорогу для прогрессивных представлений о структурах высшего растения как метаморфизированных побегах [лист — неполный побег, или филлом — Agber (1950)]. Именно на этой основе состоялся синтез теломных и фитонистических представлений (Цвелев, 2005). В качестве современного обобщения прежних дискуссий можно указать на работу Н. Н. Цвелева (1997), в которой, в частности, отмечается:

«Ведь на побег высших растений можно смотреть с позиций настоящего времени, и тогда он ... выглядит целостным, и с позиций филогенетических, и тогда нетрудно убедиться, что такой “целостный” побег в далеком прошлом сформировался из когда-то обособленных друг от друга структурных единиц-фитомеров...

С нашей точки зрения, в ходе эволюции простого, фотосинтезирующего и спорносящего побега — эволюционно первичного фитомера — сначала произошло разделение его на вегетативные (стерильные) и репродуктивные (фертильные) фитомеры, что и определило в дальнейшем возможность полимеризации этих фитомеров, как многоярусной, так и в пределах одного яруса (в одном узле). Вегетативные фитомеры специализировались на фотосинтезе, и их основной частью стали листья (филломы), а репродуктивные — на формировании репродуктивных органов при потере способности к фотосинтезу. В ходе эволюции происходил процесс все большей интеграции стеблевых частей фитомеров и все большей обособленности их от листовых частей, вплоть до появления мощных одревеснивающих стволов и листопадности у таких высокоспециализированных жизненных форм, как деревья и кустарники».

Осевым побегам принадлежит ведущая роль в освоении растением пространства и выработке жизненных стратегий — этот аспект находит отражение в работах И. Г. Серебрякова (1962) и А. П. Хохрякова (1975, 1979, 1982). Здесь мы вновь возвращаемся к проблеме *экоморфологической субъектности* и вопросу об особи в приложении теперь уже к телофитам. По мнению Н. Г. Рытовой (1984), метамерия побеговых растений сравнима с колониальностью морских животных, следовательно, отдельные метамеры («фитойды») могут рассматриваться в качестве особей. Относительно этого Цвелев (1997) справедливо замечает:

«Для такой точки зрения действительно имеются основания (она собственно и не является новой), однако, гомологизируя вегетативный фитомер со стерилизованной первичной особью, нельзя забывать и о том, что в ходе длительной эволюции состоящий из фитомеров побег стал целостной структурой, и в настоящее время он уже никак не может быть принят за простую колонию фитомеров. С появлением в ходе эволюции геммаксиллярности, пазушных боковых почек и ветвления побегов возникла эволюционно более молодая колониальность второго порядка (Цвелев, 1993), так как каждый боковой побег вполне гомологичен первичному побегу, формирующемуся из зародышевой почки (Рытова, Цвелев, 1982). В этом случае много-

кратно повторяющейся структурой является уже не фитомер, а сложный (состоящий из фитомеров) побег. Таким образом, особь какого-нибудь лептокаульного дерева (например, дуба) оказывается очень сложной системой, состоящей из многочисленных побегов, которые в свою очередь состоят из многих фитомеров. Отсюда введение в настоящее время представления об особи растения как о “модульном” организме (White, 1979), состоящем из повторяющихся и сходных между собой структурных элементов разных порядков — “модулей”. Мы не считаем удачным введение технического термина “модуль” (лат. “modulus” — мера) в биологию, хотя принятие общего термина для повторяющихся структур разных порядков (как для фитомеров, так и для побегов при ветвлении) достаточно удобно».

Из этого высказывания становится ясным, что особь у побеговых растений является «очень сложной системой», характеризующейся свойствами «целостной структуры» (в нашей терминологии *экоморфологической субъектностью*), которые не могут быть сведены к свойствам отдельных составляющих ее «модулей» (= ме-тамеров). На наш взгляд, продолжая линию «клетка — колония — мультиккладом», особь побегового растения следовало бы именовать полителомом [термин Б. М. Козо-Полянского (1937)], распространив это понятие не только на разнообразие спорофитов сосудистых растений, но также на гаметофит мохообразных, и понимая под ним *систему побегов, происходящих из одного зачатка (униризом), характеризующуюся более или менее выраженной степенью дискретности, оформившуюся в качестве определенной биоморфы и проявляющую себя в процессе освоения и удержания жизненного пространства в качестве единого целого* или, иными словами, *биоморфологическую отдельность*. Не игнорируя объективно существующих трудностей с установлением *границ* этих отдельностей, связанных с широко распространенными в группе явлениями вегетативного размножения,⁴⁴ мы предлагаем, как и в случае с вычленением особей у грибов, *концентрировать внимание на, соответствующих ризом-теломному сочленению, более или менее выраженных «ядрах» вегетативной сферы, «очагах» вегетативной экспансии, являющихся реально действующим на уровне ценопопуляций субъектом и средоточием сил отбора*. В такой трактовке понятие «неограниченного роста» в приложении к полителному относительно. Сенильная особь многолетника, например, дерева, поддерживается в течение длительного (хотя и конеч-

⁴⁴ Как и в случае с высшими грибами, генетический критерий особи здесь может не действовать — достаточно указать на такие растения как черника или серая ольха, «генетическая особь» которых может порой соответствовать значительной части черничника или сероольшаника.

ного) периода онтогенеза тонкими экзогенными и эндогенными регуляционными механизмами, включающими самоизреживание кроны, появление новых точек роста, сложно организованную во времени периодическую активизацию очагов вторичных меристем. Здесь, как и в примере с плодовым телом высшего гриба, мы видим, что четкой, и проявляющейся в параллельных линиях развития, тенденцией растительных экоморф является *сужение ареала влияния явлений модулярности системы за счет усиления степени интеграции и координации ее метамерных элементов*.

Вообще, существует гипотеза, согласно которой унитарный организм — это модуль модулярного организма, утративший способность к «бесполуму размножению». Старение и канцерогенез представляют собой его возвращение в атактистическое («модульное») состояние. Разрушительное действие на специализированные ткани размножающихся соединительнотканых клеток при старении и опухолевых клеток при раке можно рассматривать в таком ракурсе как частный случай апикального доминирования (Макрушин, 2008).

Конечно, механизмы регуляции целостности у растительных организмов отличаются от таковых у гастрულიрованных животных, в связи с чем зооцентрические представления вряд ли могут быть распространены на растения, — именно поэтому мы акцентируем внимание на *трехуровневой* схеме интеграции этих организмов, анализ которой помогает хотя бы наметить подходы к индивидуализации в каждой конкретной группе.

* * *

Совсем недавно минул двадцатилетний юбилей выхода в свет работы Ю. Г. Алеева «Экоморфология» (Алеев, 1986). По оценке С. А. Дыренкова и И. Н. Дроздовой (1988), эта книга представляет «незаурядное событие в биологической науке. ...Налицо крупная новая общебиологическая концепция, которая привлечет внимание биологов самых разных профилей». В этой работе впервые предпринят системный подход к поиску «морфогенетических первоначал» и биоморфологических инвариант с привлечением количественных данных и математических моделей. Методологически важным признан также сформулированный Алеевым «периодический закон развития живых систем» (Арефьев, 2003б), который, как можно убедиться из вышеизложенного, вполне универсален и приложим, в частности к эволюции растительной структуры (*кладом*

как полицитойд; таллом как мультиккладом; телом как синккладом; кормус как полисинтелом).

Исчерпание феноменов макроформы оказалось *пределом* анализа Алеева и одновременно отправной точкой дальнейших исследований. Одной из линий таких исследований нам представляется упорядочение морфологических феноменов в рамках категорий планиморфы (односторонние конвергентные морфообразования у организмов принципиально различной структуры), тектоморфы (конвергентные феномены, связанные с единообразием морфогенетических модулей) и стиломорфы (односторонних конвергентных «планиморфных» образований, наложенных на единую тектоморфологическую основу — примерно то, что биоморфологи называют экотипом).

Планиморфные феномены связаны с самыми общими закономерностями формообразования. Общее для всего живого и неживого гравитационное поле Земли является причиной ряда «удивительных аналогий» (Франтов, 1990). У растительных организмов с этим связаны тенденция к спирально-конической укладке аксиальных структур с формированием устойчивой и максимально заполненной суперструктуры, что находит особенное выражение у наземных форм. Общая закономерность роста — *регулярное заполнение пространства* и взаимоотталкивание новых отчуждающихся вонне структур являются причиной нарастающей дихотомизации, просматривающейся в структуре растений, почкующихся животных и кристаллов. Эта чисто геометрическая закономерность становится важным инструментом анализа структуры в каждом конкретном случае — в приложении к автотрофным растениям, где поляризующим морфогенетическим фактором является солнечный свет, и к грибам, где «разбегание» конкурирующих кладомов происходит внутри питательного субстрата — во всех случаях, структура Пифагорова дерева искажается за счет «обдувания стохастическим ветром» — перспективным объектом анализа для математиков-экоморфологов.

Тектоморфный анализ позволяет четко вычленить морфогенетический материал, который не является «пластилином, из которого среда может лепить все что угодно», и который определяет лимиты формообразования — то, что обычно не учитывается при абсолютизации абстрактной «экоморфы». Этот факт объясняет, например, почему, несмотря на множественные параллелизмы в мире водорослей, освоение суши стало возможным только зелеными водорослями, обладающими фрагмопластом.

Стиломорфа — очень показательный объект экоморфологии, позволяющий проанализировать трансформацию тектоморфы под действием отдельных экологических факторов и их серий.

Каким образом можно обобщить все вышеизложенное? Растительная форма жизни, у истоков которой стоит кислородный фотосинтез и в основе которой лежит отчуждение вовне ассимилированного материала, сохраняет многие неспецифические для живого закономерности формообразования, главная из которых — регулярное заполнение пространства самоподобными структурами. Самоподобные структуры этой формы жизни характеризуются различной размерностью: клетки → колонии клеток → кладомы и их производные и, наконец, в единственной линии развития возникают теломы. В этой связи мегаэволюцию растительной экоморфы можно представить в виде трехступенчатой схемы «протофиты — кладофиты — телофиты», при этом каждый последующий уровень является результатом агрегации и интеграции структур предыдущего. Все три мегаморфотипа характеризуются открытым ростом (в противоположность замкнутому росту гастрულიрованных животных); регуляция формообразования варьирует от нецентрализованной (в таких случаях становится затруднительной индивидуализация организма) до квази-централизованной, причем основным эволюционным трендом во всех группах является усиление интеграции модулей и их необратимой дифференциации, что на уровне организма ведет к усилению индивидуализации, экоморфологической субъектности. Анализ растительной структуры целесообразно выстраивать согласно трехступенчатой схеме, при этом четко разграничивая и основные сферы морфологических феноменов — планиморфы, тектоморфы и стиломорфы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ материалов по экоморфологической проблематике в отношении высших грибов позволил нам сделать ряд выводов о ее месте в канве современных исследований. Экоморфологию грибов наиболее продуктивно, на наш взгляд, рассматривать в качестве раздела общей морфологии (эпиморфология — Schmid, 1963), имеющего своей целью изучение типовых приспособительных структур организмов и общих закономерностей морфогении.

Основным объектом экоморфологии являются экоморфы (= экобиоморфы, жизненные формы), определяемые обычно как *«конвергентно возникшие объединения организмов с принципиально сходными морфологически и биологически выраженными приспособлениями, отражающими характер удержания особью площади обитания и распространения по ней в условиях сложной абиотической и биотической среды»* (Зозулин, 1976).

С таксономическими группами, так же возникающими в результате *арогенной, таксонообразовательной конвергенции*, экоморфы соотносятся как часть с целым; различие между таксонами и экоморфами лежит в эпистемологической плоскости (экоморфы являются более «бедными» абстракциями), в связи с чем к этим категориям могут применяться принципиально различные логические процедуры. С одной стороны, экоморфологическое членение — членение «укрупнительное» и одно-, либо даже многоступенно «запаздывающее» относительно членения таксономического, с другой стороны, оно может быть продолжено «ниже» видового уровня (основной таксономической категории), — причем как по линии дробления «холоэкоморфы», так и по линии учета отдельных адаптивных аспектов и умножения «мезоэкоморф». Развитие взглядов различных авторов на экоморфу в целом шло по пути восхождения от абстрактного к конкретному.

В принципе, цель выделения экоморф совершенно не требует их соотнесения с таксонами (Кирпотин, 2005), однако, *комплексный и исторический* характер адаптаций и коадаптаций экоморф не может быть адекватно выражен лишь языком «действующих экологических факторов». Серьезную проблему представляет также *объективация экоморф*. Именно поэтому в данной работе понятие экоморфы все же соотносится с понятием таксона и рассматрива-

ется как его (таксона) комплексный адаптивный аспект. Такая логическая процедура делает возможной объективацию экоморф — конечно же, только в определенном контексте (главным образом, в контексте ценологических и флорогенетических исследований). Другая проблема — экологическая интерпретация экоморф — решается, на наш взгляд, лишь *после* выделения собственно морфологических (эпиморфологических и тектоморфологических) единиц. Выражение этими единицами различных планов строения («организационных паттернов»), представляющих определенные *исторические единства*, собственно и могут позволить оценить глубину трансформирующего воздействия тех или иных экологических факторов, «наталкивающегося» на структуры различного генезиса и различных «инерционных свойств».

Термин «экоморфа» допускает конкретизацию и применим 1) к односторонним конвергентным морфологическим образованиям, возникающим у форм с различным типом организации (*планиморфа*), 2) к единым, сформировавшимся в ходе арогенной конвергенции планам строения (*текторморфа*), 3) к продуктам поверхностной конвергенции в рамках единого плана строения (*стиломорфа* = *планиморфа*, «снятая» в *текторморфе*).

Объектом морфологии преимущественно являются тектоморфы, тогда как объектом экологии — планиморфы и стиломорфы. Интеграция знания об этих объектах возможна *в рамках эпиморфологии*, поскольку базовые закономерности формообразования связаны с *трансформацией структуры тектоморфы* и их познание, таким образом, возможно лишь на основе сравнительно-морфологической и эволюционно-морфологической методологии.

При этом постулирование единства объекта таксономической и экоморфологической классификации отнюдь не делает последнюю «лишенной смысла». Основной точкой приложения экоморфологии являются *ценологические исследования*, в которых биоценозы рассматриваются в качестве закономерных объединений экоморф, что позволяет упростить проблему моделирования сообществ, сводя видовое разнообразие к задаваемым уровням экоморфологического членения.

Разработка экоморфологической системы организмов должна базироваться на системе тектоморф, т. е., как и таксономическая классификация, иметь узко-морфологическую основу. Однако, это не должно вести к элиминации «эко-». Изучение экологической обусловленности формообразования целесообразно проводить по трем основным направлениям (Зозулин, 1976).

1) Учет потенциальных возможностей абиотической среды, направляющей формообразовательные процессы организмов в широких географических масштабах с выделением «струй морфогенеза» — ксероморфогенез, мезоморфогенез, термоморфогенез, гидроморфогенез), и т. д. У грибов это означает учет элементов конструкции плодовых тел, отражающих адаптацию к режимам влажности и инсоляции, прежде всего — характера поверхностей, а также гифальной системы плодовых тел.

2) Учет путей реализации направлений формообразования организма в условиях биотического окружения биоценоза, основной из которых — путь усиления общих приспособлений к удержанию площади обитания и распространения по ней. У грибов в освоении ценотической среды задействовано в первую очередь вегетативное тело, не поддающееся непосредственному наблюдению. Это основная проблема микоценологических исследований, на решение которой в настоящее время направлены немалые усилия микоризологов, популяционных и молекулярных генетиков. В силу сложившейся традиции морфологи остаются от этих исследований в стороне, оправдывая такое положение отчасти тем, что структура вегетативного тела гриба мало информативна, а основная морфогенетическая нагрузка смещена на плодовые тела. Последнее утверждение верно: «война» грибов как внутри ценогруппировок, так и в более широких географических масштабах, ведется путем совершенствования плодовых тел — их макроформы, определяющей соотношение удельных стерильных и фертильных поверхностей, формы гименофора, отражающей как величину фертильной поверхности, так и ее защиты, наличия или отсутствия покровных структур. На микроскопическом уровне большую роль играет характер споровой поверхности, определяющий, в первую очередь, ее аэродинамические, но также и адгезивные свойства. Здесь, на микроскопическом уровне, экоморфология уже довольно тесно соприкасается с таксономией. Поскольку при полевых исследованиях изучение формы спор также недоступно, то этот признак в экоморфологический анализ можно и не вовлекать, ограничившись описанием цвета спорового порошка, который, до определенной степени коррелирует с характером поверхности споры, толщиной и пигментацией споровой оболочки.

Таким образом, более тонкий, нежели на первом этапе, анализ морфологии плодовых тел является основным методом экоморфологических исследований ценотического уровня, причем он в большой мере компенсирует недостаток знаний о вегетативном те-

ле, поскольку и субстратная приуроченность, и жизненная стратегия гриба в определенной степени отражаются на морфологических характеристиках карпофора.

3) Учет необходимости перестройки организма в сторону увеличения возможностей «проявления биогенной миграции атомов в биосфере», т. е. процессов, идущих на молекулярном уровне. Такого рода исследование было бы возможным путем объединения усилий экологов, физиологов и биохимиков, но на практике обычно данный аспект находит большее или меньшее отражение в деятельности *систематика*, интегрирующего тонкие морфологические, молекулярно-биологические и биохимические признаки организмов. Таким образом, на этом уровне взаимопроникновение экоморфологии и таксономии особенно велико, но здесь же вступают в силу и «разумные ограничения», призванные дать целостную картину сложения ценоза, поэтому третье направление целесообразно развивать только в рамках специальных эколого-флористических исследований.

Многоуровневость экоморфологической иерархии и многоаспектность адаптогенеза требуют адекватного терминологического отражения. Обычно авторы систем экоморф идут по пути терминовтвoрчества. Другой подход — использование для обозначения экоморф таксономической терминологии. Этот подход нам кажется наиболее приемлемым, поскольку названия таксонов емки и более удобны в использовании, при этом, чтобы не пользоваться таксономическими названиями, возможно присоединение к латинской основе (отражающей характер того или иного морфотипа) флексии «-оидный(ая)».

Названия таксонов (супра)родового уровня несут информацию, учитываемую во всех трех вышеизложенных направлениях экоморфологических исследований и соответствуют понятию *стиломорфы*, которая, на наш взгляд, *должна стать основным таксоном экоморфологической иерархии*.

Упорядоченными стиломорфы могут быть в системе тектоморф, которая в экоморфологической классификации несет, хотя и не всегда актуальную для ценологических исследований, но тем не менее базовую нагрузку, позволяя развести различные потоки морфогении.

ЛИТЕРАТУРА

- Агаев М. Г. Фундаментальное определение вида и его концептуальное обоснование // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского Ботанического Общества (26—29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 2. СПб.: БИН РАН, 1998. С. 145.
- Агол В. И., Богданов А. А., Гвоздев В. А., Грагеров А. И., Колчинский А. М., Мирзабеков А. Д., Никифоров В. Г. Молекулярная биология: Структура и биосинтез нуклеиновых кислот. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Акимов М. П. Биоморфический метод изучения биоценозов // Бюлл. МОИП. 1954. Т. 49, вып. 3. С. 27—36.
- Алеев Ю. Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 424 с.
- Алеев Ю. Г., Бурдак В. Д. Эколого-морфологические конвергенции и единая экоморфологическая система организмов // Экология моря. 1984. Вып. 17. С. 3—17.
- Арефьев С. П. О биологическом виде // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2003а. Вып. 4. С. 189—191.
- Арефьев С. П. Система афиллороидных грибов в зеркале экологии // Мусена. 2003б. Fasc. 3. Р. 4—46.
- Арефьев С. П. О фрактальной организации грибной биоты (на примере ксиломикокомплекса березы) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004. Вып. 5. С. 41—64.
- Бейлин И. Г. Паразитизм и эпифитотииология (на примере паразитов из высших растений). М.: Наука, 1986. 352 с.
- Богомолова Е. В., Власов Д. Ю., Панина Л. К. О природе микроколониальной морфологии эпилитных черных дрожжей рода *Rhaeosocomyces* de Hoog // Доклады РАН. 1998. Т. 363, № 5. С. 707—709.
- Бондарцев А. С. Болезни культурных растений и меры борьбы с ними. (Поле—Огород—Сад.): Изд-е 3-е, переработанное и значительно дополненное, с 490 рис. в тексте. М.—Л.: Гос. Изд-во Сельхоз. Лит., 1931. 599 с.
- Бондарцев А. С. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М. А. Критический обзор новейших систем семейства Polyporaceae // Ботанический журнал. 1961. Т. 46, № 4. С. 587—593.

- Бондарцева М. А. Об анатомическом критерии в систематике афиллофоровых грибов // Ботанический журнал. 1963. Т. 48, № 3. С. 362–372.
- Бондарцева М. А. Принципы выделения жизненных форм у грибов // Экология. 1972. № 5. С. 52–58.
- Бондарцева М. А. Жизненные формы базидиальных макромицетов // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 29–40.
- Бондарцева М. А. Царство грибов и его положение в системе органического мира // Ботанический журнал. 1989. Т. 74. С. 1084–1090.
- Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Бондарцева М. А. Стратегии адаптации и функции афиллофороидных базидиомицетов в лесных экосистемах // Купревические чтения III. Минск, 2001. С. 5–49.
- Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М.: Мир, 1978. 304 с.
- Быстрова Е. Ю., Богомолова Е. В., Буляница А. Л., Курочкин В. Е., Панина Л. К. Исследование формирования зональности в колониях гифомицетов // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 3. С. 13–20.
- Вавилов Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. Бюро прикл. бот., генет. и селекции, 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109–134.
- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Василевич В. И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 3. С. 341–350.
- Васильков Б. П. Жизненные формы грибов макромицетов // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 40–54.
- Вассер С. П. К вопросу о виде и внутривидовых таксонах у Agaricales Clen. s. l. // Проблемы вида и рода у грибов. Таллин, 1986. С. 37–47.
- Вассер С. П. (ред.) Водоросли. Справочник. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- Гарибова Л. В., Сидорова И. И. Происхождение и филогенез грибов // Филогения низших растений. М., 1981. С. 15–18.
- Гегель Г. В. Ф. Лекции по эстетике. Т. 1. СПб.: Наука, 1999. С. 202–203.
- Глущенко В. И., Акулов А. Ю., Леонтьев Д. В., Утевский С. Ю. Основы общей систематики. Учебное пособие для студентов-биологов. Харьков: ХНУ, 2004. 111 с.
- Голлербах М. М., Седова Т. В. Симбиоз у водорослей // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 9. С. 1359–1374.

- Голубев В. Н. Проблемы эволюции жизненных форм и филогении растений // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. Киев: Наук. думка, 1981. С. 3–29.
- Голубкова Н. С. Жизненные формы лишайников Антарктиды // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 55–75.
- Горовой Л. Ф. Морфогенез пластинчатых грибов. Киев: Наук. думка, 1990. 166 с.
- Гусев М. В., Новиков В. С., Тимонин А. К. Предисловие к сборнику тезисов Одиннадцатого Международного совещания по филогении растений (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 3–5.
- Дыренков С. А., Дроздова И. Н. Рец. на кн. Ю. Г. Алев. Экоморфология. Киев, «Наук. думка», 1986. 424 стр. // Журнал общей биологии. 1988. Т. 49, № 5. С. 709–711.
- Дьяков Ю. Т. Системы размножения грибов и их эволюция // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 3. С. 137–149.
- Еленкин А. А. О новой группе безжгутиковых эвглен // Ботан. матер. Инст. спор. раст. ГБС РСФСР. 1924. Т. 3, вып. 10. С. 145–160.
- Еськов К. Ю. Кладистическая парадигма: несколько замечаний по поводу аксиоматики // Одиннадцатое Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.) / Под ред. В. С. Новикова, А. К. Тимонина и А. В. Щербакова. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 43–45.
- Ефимова В. А. Трехэтапность филогенеза // IX Московское совещание по филогении растений: Материалы / Под ред. чл.-кор. РАН, проф. В. Н. Тихомирова. М.: МОИП, МГУ, 1996. С. 50–53.
- Жуков Е. А. Базидиальные грибы (Aphyllorphorales) из темнохвойных горных лесных формаций Юго-Западной и Восточной Сибири (рукопись). 1997. 20 с.
- Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. М.: Наука, 1974. 143 с.
- Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наук. думка, 1972. 315 с.
- Зеров Д. К., Зерова М. Я. Основні напрямки еволюції грибних організмів // Укр. Бот. Журнал. 1968. Т. 25, вып. 5. С. 3–17.
- Змитрович И. В. Кортициодные грибы: современная систематика и проблемы филогении // Микол. и фитопатол. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 79–91.
- Змитрович И. В. К вопросу о происхождении высших грибов: флоридейная гипотеза // Журнал общей биологии. 2001а. Т. 62, № 4. С. 296–314.

- Змитрович И. В. К систематике рода *Serpula s. lato* // Новости систематики низших растений. 2001б. Т. 35. С. 70–89.
- Змитрович И. В. К морфологии *Euglena caudata* Hübner // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сыктывкар, 2003. С. 88–89.
- Змитрович И. В. Формы роста кортициоидных грибов // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. Том 1. СПб., 2005. С. 214–219.
- Змитрович И. В. Растительные эпифеномены и их экоморфологическая сущность // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006а. № 7. С. 3–29.
- Змитрович И. В. Х. Клемансон. Цитология и плектология гименомицетов (при участии В. Эммет и Э. Э. Эммета). Сер. «Bibliotheca Mycologica». 2004. Т. 199. 488 с. — Рецензия // Микология и фитопатология. 2006б. Т. 40, вып. 1. С. 81–86.
- Змитрович И. В. Пути морфогении кортициоидных грибов // Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества. Материалы юбилейной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения М. В. Горленко. М., 2008. С. 18–26.
- Змитрович И. В., Вассер С. П. Современные представления о происхождении и филогении *Homobasidiomycetes* // Укр. Бот. Журнал. 2004. Т. 61, № 3. С. 7–35.
- Змитрович И. В., Малышева Е. Ф., Малышева В. Ф. Некоторые понятия и термины микогеографии: критический обзор // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2003. Вып. 4. С. 173–188.
- Змитрович И. В., Довга Д. А. Наблюдения над грибом *Nectria bergolinensis* (Ascomycetes, Nurocreales) в питомнике дендропарка «Отрадное» // Материалы исследований экспедиции «Живая Вода–2004». СПб., 2004. С. 42–46.
- Змитрович И. В., Малышева В. Ф. К морфологии и таксономии *Phellinus igniarius*-комплекса // Вестн. С.-Петербург. ун-та. Сер. 3. 2004. Вып. 3. С. 36–40.
- Змитрович И. В., Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф., Спирин В. А. Плевротоидные грибы Ленинградской области (с заметками о редких и интересных восточноевропейских таксонах) / под ред. О. В. Морозовой. СПб.: Изд-во ВИЗР, 2004. 124 с.
- Змитрович И. В., Спирин В. А. Экологические аспекты видообразования у высших грибов // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005. № 6. С. 46–68.

- Змитрович И. В., Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф. Типы гиф полипорoidных и плевротоидных грибов: терминологическая ревизия // Укр. бот. журнал. 2009. Т. 66, № 1. С. 71–87.
- Змитрович И. В., Малышева В. Ф., Малышев Е. Ф. О морфогении гифальных элементов полипорoidных и плевротоидных грибов // Укр. бот. журнал. 2010 (в печати).
- Змитрович И. В., Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф. Разнообразие и классификация гифальных систем полипорoidных и плевротоидных грибов // Укр. бот. журнал. 2010 (в печати).
- Зозулин Г. М. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Труды МОИП. 1976. Т. 42. С. 42–54.
- Каратыгин И. В. Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.
- Каратыгин И. В., Снигиревская Н. С. Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 15–31.
- Карпов С. А., ред. Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 1. СПб.: Наука, 2000. 679 с.
- Карпов С. А. Строение клетки протистов. СПб.: ТЕССА, 2001. 384 с.
- Кирпотин С. Н. Жизненные формы организмов как паттерны организации и пространственные экологические факторы // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66, № 3. С. 239–250.
- Клеопов Ю. Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1990. 352 с.
- Коваленко А. Е. Современные взгляды на филогенетические связи и систематику агариковых грибов // Эволюция и систематика грибов. Л.: Наука, 1984. С. 118–136.
- Кожевников Ю. П. Эволюция популяций и выявление видов // Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков: Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского Ботанического Общества (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). Т. 2. СПб.: БИН РАН, 1998. С. 149.
- Козо-Полянский Б. М. К модернизации системы растительного мира // Тр. Воронежского ун-та. 1949. Т. 15. С. 76–129.
- Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937. 255 с.
- Костяев В. Я. Синезеленые водоросли и эволюция эукариотных организмов. М.: Наука, 2001. 126 с.
- Котлов Ю. В. О моделировании основных жизненных форм лишайников // Ботанический журнал. 1995. Т. 80, № 3. С. 26–30.
- Кусакин О. Г., Дроздов А. Л. Филема органического мира. Ч. I. Прологомены к построению филемы. СПб.: Наука, 1994. 272 с.

- Леонтьев Д. В., Акулов А. Ю. Генетическая рекомбинация у протистов: терминологическая ревизия // Мусена. 2002а. Vol. 1, No. 2. P. 5–28.
- Леонтьев Д. В., Акулов А. Ю. Революция в мегатаксономии: предпосылки и результаты // Журнал общей биологии. 2002б. Т. 63. С. 168–186.
- Леонтьев Д. В., Акулов А. Ю. Экоморфема органического мира: опыт построения // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65, № 6. С. 500–526.
- Леонтьев О. К. Дно океана. М.: Мысль, 1972. 319 с.
- Любарский Г. Ю. Биосистематика и проблема классификации жизненных форм // Журнал общей биологии. 1992. Т. 53, № 5. С. 649–661.
- Любарский Г. Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК Ltd., 1996. 436 с.
- Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Макрушин А. В. Роль апикального доминирования у унитарных видов (гипотеза) // Вестн. Твер. госуд. ун-та. Сер. Биол. Экол. 2008. Вып. 9. С. 131–134.
- Малышева В. Ф. *Phellinus Ionicerinus* в Самарской области // Мусена. 2001. Т. 1, вып. 1. С. 59–63.
- Малышева В. Ф. Афиллофороидные грибы Жигулевского заповедника. Магист. дисс. СПб., 2004. 160 с.
- Малышева В. Ф., Малышева Е. Ф. К дискуссии о биологическом виде (в поисках «основополагающего метода» систематики) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004. № 5. С. 148–162.
- Малышева Е. Ф. Род *Pluteus* Fr. в Самарской области / под ред. С. П. Вассера. СПб.: Изд-во ВИЗР, 2004. 55 с.
- Малышева Е. Ф., Морозова О. В. Материалы к изучению рода *Mycenella* (Agaricales) в России // Микология и фитопатология. 2005. Т. 39, вып. 6. С. 39–49.
- Мамкаев Ю. В. О планах строения: специфика формирования, ступени интегрированности, эволюционные перспективы и ограничения // Одиннадцатое Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.) / Под ред. В. С. Новикова, А. К. Тимонина и А. В. Щербакова. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 62–64.
- Манская С. М., Кодина Л. А. Геохимия лигнина. М.: Наука, 1975. 229 с.

- Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки: Пер. с англ. М.: Мир, 1983. 352 с.
- Марфенин Н. Н. Феномен колониальности. М.: МГУ, 1993. 239 с.
- Масюк Н. П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции // Ботанический журнал. 1985. Т. 70, № 8. С. 1009–1017.
- Мейен С. В. Проблема направленности эволюции // Зоология позвоночных. М.: ВИНТИ, 1975. С. 66–117.
- Мейен С. В. Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Сборник научных работ. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1977. С. 75–77.
- Мейен С. В. Нетривиальная биология (заметки о...) // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 4–14.
- Мейен С. В., Чайковский Ю. В. О работах А. А. Любищева по общим проблемам биологии / Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 5–23.
- Мирабдуллаев И. М. О происхождении и положении грибов в системе органического мира // Успехи. совр. биол. 1994. Т. 114, № 1. С. 30–41.
- Надсон Г. А. Половой процесс у дрожжей и бактерий // Русский врач. 1911. № 51. С. 2093–2102.
- Надсон Г. А. Течь деревьев и ее микрофлора. Микробиологические очерки // Болезни растений. 1923. № 2. С. 41–60.
- Несис К. Н., Нигматуллин Ч. М. Жизненная форма и возможности использования этого понятия в анализе эволюционных стратегий жизненного цикла // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64, № 3. С. 227–237.
- Нотов А. А. Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. Твер. госуд. ун-та. Сер. Биол. Экол. 2008. Вып. 9. С. 162–176.
- Павлинов И. Я. Разнообразие классификационных подходов — это нормально // Журнал общей биологии. 2003. Т. 64, № 4. С. 275–291.
- Пармасто Э. Х. Жизненные формы высших базидиальных грибов // Проблемы изучения грибов и лишайников: IV симпозиум. прибалт. микологов и лихенологов. Тарту, 1965. С. 64–68.
- Пармасто Э. Лахнокладиевые грибы Советского Союза. (Parmasto E. The Lachnocladiaceae of the Soviet Union) Тарту: Инст. Зоол. и Бот. 1970. 168 с.
- Перестенко Л. П. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Ботанический журнал. 1972. Т. 57. С. 750–764.

- Перестенко Л. П. О жизненных циклах у Rhodophyta // Ботанический журнал. 1985. Т. 70. С. 761–770
- Перестенко Л. П. Явления параллелизма и дивергентной эволюции у Rhodophyta и их значение для филогенетических построений // Ботанический журнал. 1988. Т. 73. С. 161–171.
- Петров Ю. Е. Происхождение, родственные связи и эволюция водорослей // Жизнь Растений Т. 3. М.: Просвещение, 1977. С. 351–354.
- Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М.: Наука, 1979. 276 с.
- Попов М. Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та. 1927. № 15. С. 239–292.
- Попов М. Г. Основы флорогенетики. М.: АН СССР, 1963. 135 с.
- Потапова Т. В. Гифальная единица роста *Neurospora crassa* как информационно-энергетический модуль // Вестн. Твер. госуд. ун-та. Сер. Биол. Экол. 2008. Вып. 9. С. 194–205.
- Райков И. Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л.: Наука, 1978. 327 с.
- Рудаков О. Л. Эволюционные предпосылки образования несовершенных грибов и биологическая роль гетерокариоза // Труды ВИЗР. 1964. Т. 23. С. 175–183.
- Рытова Н. Г. Пазушная меристема и ее производные у видов рода *Cleistogenes* (Poaceae) по данным СЭМ (колонияльный и организменный уровни организации тела растения) // Ботанический журнал. 1984. Т. 69, № 2. С. 170–179.
- Рытова Н. Г., Цвелев Н. Н. О гомологии зародышевых и боковых почек у злаков (Poaceae) и природе односемядольности // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 83, вып. 4. С. 123–133.
- Рэфф Ф., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 370 с.
- Свердлов Е. Д. Микрокосм генома // Молекулярная биология. 1999. Т. 33, № 6. С. 917–940.
- Северцов А. С. Направленность эволюции. М.: МГУ, 1990. 250 с.
- Северцов С. А. Дарвинизм и экология // Зоологический журнал. 1937. Т. 16, вып. 4. С. 591–613.
- Семенов А. П. Об одном новом роде водолюбов (Coleoptera, Hydrophilidae) в связи с вопросом о морфологическом (морфоматическом) параллелизме // Horae Soc. Entomol. Ross. 1900. Т. 34. Р. 614–639.
- Серавин Л. Н. О параллелизмах на субклеточном уровне живых систем // Вестник ЛГУ. 1987. Сер. 3. С. 3–10.
- Серавин Л. Н. Пути эволюции протистов // Протисты: Руководство по зоологии. СПб.: Наука, 2000. 679 с.

- Серавин Л. Н., Гудков А. В. Агамные слияния протистов и происхождение полового процесса. СПб.—Омск : БиНИИ, 1999. 155 с.
- Серавин Л. Н., Гудков А. В. Амебоидные свойства клетки в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66, № 3. С. 212–223.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. школа, 1962. 378 с.
- Сидоров А. А. Глубины и проклятия конвергенции. Эссе // Вестник РАН. 1996. Т. 66, № 9. С. 836–840.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.—Л.: Сельхозгиз, 1948. 526 с.
- Сорокин Ю. И. Динамика минерального фосфата в донных биотопах кораллового рифа // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 61–71.
- Старобогатов Я. И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Сер. Геология. 1985. Т. 20. С. 1–92.
- Старобогатов Я. И. К вопросу о числе царств эвкариотных организмов // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. 1986. Т. 144. С. 4–25.
- Тахтаджян А. Л. Филогенетические основы системы высших растений // Ботанический журнал. 1950. Т. 35, № 2. С. 113–139.
- Тахтаджян А. Л. Теломная теория и «новая морфология» (к вопросу об историческом методе в морфологии растений) // Ботанический журнал. 1952. Т. 37, № 5. С. 647–658.
- Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22–32.
- Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593–1603.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 297 с.
- Уголев А. М. Гипотеза о возможности и специализации функций на основе рекомбинации и транспозиции элементарных функциональных блоков // Журнал эвол. биох. физиол. 1982. Т. 18. С. 11–26.
- Уранов И. М. Методологические основы систематики растений (в их историческом развитии). М.: Изд-во МГПИ, 1979. 139 с.
- Фолсом К. Происхождение жизни. М.: Мир, 1982. 250 с.
- Франтов Г. С. Занимательные аналогии в мире живой природы. СПб.: Наука, 1990. 192 с.
- Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1984. 472 с.
- Хохряков А. П. Принципы классификации жизненных форм растений // Известия Академии Наук СССР. Сер. Биол. 1979. № 4. С. 586–598.
- Хохряков А. П. Уровни полимеризации в эволюции растений // Известия Академии Наук СССР. Сер. Биол. 1982. № 5. С. 722–737.

- Хохряков А. П., Тихомиров В. Н. Претензия на всеобщую морфологию // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 4. С. 123–127.
- Цвелев Н. Н. Эволюция фитомера у высших растений // Бюлл. МОИП. 1993. Т. 98, вып. 2. С. 53–98.
- Цвелев Н. Н. Фитомеры и профиллы как составные части побегов сосудистых растений // Бюлл. МОИП. 1997. Т. 102, вып. 5. С. 54–58.
- Цвелев Н. Н. О концепции фитонизма и ее значении для морфологии растений // Ботанический журнал. 2005. Т. 90, № 3. С. 297–302.
- Чайковский Ю. В. Филогенетика и диатропика // Одиннадцатое Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.) / Под ред. В. С. Новикова, А. К. Тимонина и А. В. Щербакова. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 106–108.
- Черепанова Н. П. Основные направления эволюции плодовых тел пиреномицетов // I Съезд Микологов России. Тезисы докладов. М., 2002. С. 31.
- Черепанова Н. П. Систематика грибов. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 349 с.
- Чураев Р. Н. Контуры неканонической теории наследственности: от генов к эпигенам // Журнал общей биологии. 2005. Т. 66, № 2. С. 99–122.
- Шанцер И. А. О несовпадении «филогении» молекул и филогении таксонов // Одиннадцатое Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.) / Под ред. В. С. Новикова, А. К. Тимонина и А. В. Щербакова. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 109–111.
- Шарова Е. И. Клеточная стенка растений. СПб.: Изд-во С.-Петербургского Ун-та, 2004. 156 с.
- Шарова И. Х. Жизненные формы жужелиц (Coleoptera, Caradidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 72–88.
- Шафранова Л. М., Гатцук Л. Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6–7.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шварцман С. Р. Особенности микофлоры Казахстана и ее географические связи // Acta Mycologica. 1968. Vol. 4. С. 297–315.

- Шишкин М. А. Два альтернативных подхода к описанию эволюционного процесса // Одиннадцатое Международное совещание по филогении растений: Тез. докл. (Москва, 28–31 января 2003 г.) / Под ред. В. С. Новикова, А. К. Тимонина и А. В. Щербакова. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы, 2003. С. 112–114.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 120 с.
- Шмальгаузен И. В. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М.: Наука, 1968. 451 с.
- Шульман С. С. Проблема происхождения Metazoa // Труды Зоол. инст. АН СССР. 1974. Т. 53. С. 47–82.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М.: Высш. Школа, 1981. 343 с.
- Ячевский А. А. Основы микологии / под ред. Н. А. Наумова. М.—Л.:ОГИЗ, 1933. 1936 с.
- Adaskaveg J. E., Gilbertson R. L. Cultural studies and genetics of sexuality of *Ganoderma lucidum* and *G. tsugae* in relation to the taxonomy of the *G. lucidum* complex // *Mycologia*. 1986. Vol. 78. P. 694–705.
- Adl S., Simpson A. G. B., Farmer M. A. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // *J. Eukaryot. Microbiol*. 2005. Vol. 52, N 5. P. 399–432.
- Ainsworth A. M., Rayner A. D. M., Pryke J. A., Scard P. T., Berrman J., Powell K. A., Floyd A. J., Branch S. K. Production and properties of the sesquiterpene, (+)-torreyol, in degenerative mycelial interactions between strains of *Stereum* // *Micol. Res*. 1990. Vol. 94. P. 799–809.
- Arber A. The natural philosophy of plant form. L.: Cambridge Univ. Press, 1950. 246 p.
- Arx J. A. Pilzkunde. Lehre, 1967. 356 S.
- Atsatt P. R. Are vascular plants “inside out” lichens? // *Ecology*. 1988. Vol. 69. P. 17–23.
- Baldauf S. L. The deep roots of eukaryotes // *Science*. 2003. Vol. 300. P. 1703–1706.
- Barkman J. J. Synusial approaches to classification / R. Whittaker (ed.) *Handbook of vegetation science* 5. Ordination and classification of vegetation. Hague, 1973. P. 437–491.
- Bartnicki-Garcia S. Cell wall chemistry, morphogenesis and taxonomy of fungi // *Ann. Rev. Microbiol*. 1968, N 22. P. 87–108.
- Bas C. Morphology and subdivision of *Amanita* and a monograph of its section *Lepidella* // *Persoonia*. 1969. Vol. 5. P. 285–579.

- Berthier J. Recherches sur les Typhula, Pistillaria et genres affines (Clavariacees): biologie, anatomie, systématique. Lyon, 1973. 122 p.
- Bigelow H. E. The genus *Clitocybula* // *Mycologia*. 1973. Vol. 65. P. 1101–1116.
- Boekhout T., Bas C. Notulae ad Floram Agaricinam Neerlandicam. XII. Some notes on the genera *Oudemansiella* and *Xerula* // *Persoonia*. 1986. Vol. 13. P. 45–56.
- Boekhout T., Fonseca A., Sampaio J.-P., Golubev W. I. Classification of heterobasidiomycetous yeasts: characteristics and affiliation of genera to higher taxa of Heterobasidiomycetes // *Can. J. Microbiol.* 1993. Vol. 39. P. 276–290.
- Boidin J., Gilles G. Homobasidiomycetes Aphyllophorales non poris a basides dominantes a 2 (3) stérigmates // *Bull. Soc. Mycol. France*. 2003. T. 119. P. 1–17.
- Bondarceva M. A. Life forms of higher fungi in European ecosystems // Pegler D. N. et al. (eds.) *Fungi of Europe: Investigation, recording and conservation*. Kew: Roy. Bot. Gard., 1993. P. 157–170.
- Bortnick R. N., Powell M. J., Bangert T. N. Zoospores fine structure of the parasite *Olpidiopsis saprolegniae* variety *saprolegniae* (Oomycetes, Lagenidiales) // *Mycologia*. 1985. Vol. 77. P. 861–879.
- Brownlee C. Role of the extracellular matrix in cell-cell signaling: paracrine paradigms // *Curr. Op. Pl. Biol.* 2002. Vol. 5. P. 396–401.
- Bulter G. M. The development and behaviour of mycelial strands in *Merulius lacrymans* (Wulf.) Fr. II. Hyphal behaviour during strand formation // *Ann. Bot.* 1958. Vol. 22, no sp. P. 219–236.
- Burgess N., Edwards D. A new proterozoic plant closely allied to *Prototaxites Dawson* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1988. Vol. 97. P. 189–203.
- Casselton L. A., Economou E. Dikaryon formation // D. Moore et al. (eds.) *Developmental biology of the higher fungi*. Cambridge: Univ. Press, 1985. P. 213–229.
- Cavalier-Smith T. A 6-kingdom classification and a unified phylogeny // W. Schwemmler, H. E. A. Schenk (eds.) *Endocytobiology*. II. Berlin: de Gruyter, 1983. P. 1027–1034.
- Cavalier-Smith T. Helotism, symbioses and evolution // *Trends Ecol. Evol.* 1992. Vol. 7, N 12. P. 422–423.
- Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 phyla // *Microbiol. Rev.* 1993. Vol. 57. P. 953–994.
- Cavalier-Smith T. Zooflagellate phylogeny and classification // *Cytology*. 1995. Vol. 37. P. 1010–1029.
- Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 1998. Vol. 73, N 3. P. 203–266.

- Cavalier-Smith T. Chloroplast evolution: Secondary symbiogenesis and multiple losses // *Current Biology*. 2002a. Vol. 12. R. 62–64.
- Cavalier-Smith T. The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa // *Intern. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2002b. Vol. 52. P. 297–354.
- Cavalier-Smith T. Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: Causes and timing of eukaryote basal radiations // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2009. Vol. 56, N 1. P. 26–33.
- Cavalier-Smith T., Chao E. E. 18S rRNA sequence of *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae), and the phylogeny of heterokont algae (Ochrophyta) // *Phycologia*. 1996. Vol. 35. P. 500–510.
- Chadefaud M. Biologie des Champignons. Paris: Gallimard, 1944. 270 p.
- Chadefaud M. Les Psilotinées et l'évolution des Archégoniates // *Bull. Soc. Bot. France*. 1950. T. 97. P. 99–100.
- Chadefaud M. Le cycle et les sporophytes des Ascomycètes // *Bull. Trim. Soc. Mycol. France*. 1953. T. 69, fasc. 2. P. 199–219.
- Chadefaud M. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In: *Traité de Botanique Systématique*. T. 1. (M. Chadefaud, L. Emberger eds.) Masson et C^{ie} Editeurs: Paris, 1960. 1018 p.
- Chadefaud M. Sur le *Coryneum Kunzei* Corda et les organes reproducteurs des Ascomycètes // *Bull. Trim. Soc. Mycol. France*. 1965. Vol. 81, fasc. 2. P. 120–164.
- Chadefaud M. La Morphologie des Végétaux inférieurs: données fondamentales et problèmes // *Bull. Soc. Bot. France*. 1968. T. 115. P. 5–41.
- Chadefaud M. Remarques sur les parois, l'appareil apical et les réserves nutritives des asques // *Oesterr. Bot. Z.* 1969. T. 116. P. 181–202.
- Chadefaud M. L'origine "para-floridéenne" des eumycètes et l'archétype ancestral de ces champignons // *Ann. Sci. Natur. Sér.* 12. 1975. T. 16. P. 217–247.
- Chadefaud M. L'origine algale de Plantes supérieures // *Bull. Soc. bot. France*. 1979. T. 126. P. 337–347.
- Chadefaud M. Esquisse d'un classement coordonné des classes d'algues et évolution de leurs zoïdes. I. Les enchainements // *Cryptogam. Algol.* 1983. T. 3. P. 147–164.
- Chadefaud M. Le gyno-carpophore gamétophytique des Asco- et Basidiomycètes et son évolution // *Cryptogam. Mycol.* 1984. T. 5. P. 1–11.
- Chadefaud M., Letrouit-Galinou M. A., Janex-Favre M.-C. Sur l'origine phylogénétique et l'évolution des Ascomycètes des Lichens // *Mém. Soc. bot. France*. 1969. Coll. Lich. symb. lich. P. 79–111.

- Chapman G., Stebbing A. R. D. The modular habit — a recurring strategy // *Devel. Cell. Biol. Coelenterates*. Amsterdam, 1980. P. 157–162.
- Christensen T. Plants, Animals, Algae and Fungi, four non-taxonomic group designations // *Taxon*. 1990. Vol. 39. P. 93–94.
- Church A. H. Thalassiophyta and the subaerial transmigration // *Bot. Mem.* 1919. N 3. P. 1–95.
- Church A. H. The Lichen as transmigrant // *J. Bot.* 1921. V. 59. P. 7–13; 40–46.
- Clémenton H. Anatomie der Hymenomyceten. Teufen: Kommission-verlag F. Flück-Wirth, 1997. XI + 997 S.
- Clémenton H. Cytology and Plectology of the Hymenomycetes / with assistance of V. Emmett and E. E. Emmett // *Bibl. Mycol.* 2004. Vol. 199. P. 1–488.
- Cooke R. C., Whipps J. M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants // *Biol. Rev.* 1980. Vol. 55. P. 341–362.
- Cooke W. B. The genus *Schizophyllum* // *Mycologia*. 1961. Vol. 53. P. 575–599.
- Corner E. J. H. Studies in the morphology of Discomycetes I // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1929a. Vol. 14. P. 261–274.
- Corner E. J. H. Studies in the morphology of Discomycetes II. The structure and development of the ascocarp // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1929b. Vol. 14. P. 275–291.
- Corner E. J. H. A humariaceous fungus parasitic on a liverwort // *Ann. Bot.* 1929c. Vol. 43. P. 491–505.
- Corner E. J. H. Studies in the morphology of Discomycetes III. The Clavuleae // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1930a. Vol. 15. P. 107–120.
- Corner E. J. H. Studies in the morphology of Discomycetes IV. The evolution of ascocarp // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1930b. Vol. 15. P. 121–134.
- Corner E. J. H. Studies in the morphology of Discomycetes V. The evolution of ascocarp continued // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1930c. Vol. 15. P. 332–350.
- Corner E. J. H. The fruitbody of *Polystictus xanthopus* Fr. // *Ann. Bot.* 1932a. Vol. 46. P. 71–101.
- Corner E. J. H. A *Fomes* with two systems of hyphae // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1932b. Vol. 17. P. 51–81.
- Corner E. J. H. A *Nectria* parasite on a liverwort: with further notes on *Neotiella crozalsiana* // *Gdn's Bull. Str. Settl.* 1935. Vol. 8. P. 135–144.
- Corner E. J. H. Wayside trees of Malaya. Vols 1–2. Singapore: Government Printer, 1940. 424 p.

- Corner E. J. H. Variation in the size and shape of spores, basidia, and cystidia in Basidiomycetes // *New Phytol.* 1947. Vol. 46. P. 195–228.
- Corner E. J. H. The durian theory of the origin of modern tree // *Ann. Bot.* 1949. Vol. 13 (n. s.). P. 367–414.
- Corner E. J. H. A monograph of *Clavaria* and allied genera. London: Oxford Univ. Press. 1950. 740 p.
- Corner E. J. H. The construction of polypores — 1. Introduction: *Polyporus sulphureus*, *P. squamosus*, *P. betulinus*, and *Polystictus microcycus* // *Phytomorphology*. 1953. Vol. 3. P. 152–167.
- Corner E. J. H. The classification of the higher fungi // *Proc. Linn. Soc. London*. 1954. Vol. 165. P. 4–6.
- Corner E. J. H. The life of plants. L.: W. Clowes & Sons, 1964. 315 p.
- Corner E. J. H. A monograph of cantharelloid fungi. Oxford: Univ. Press, 1966a. 255 p.
- Corner E. J. H. Debunking the new morphology // *New Phytol.* 1966b. Vol. 65, N 3. P. 398–404.
- Corner E. J. H. The natural history of palms. Berkeley: Univ. California Press, 1966c. 393 p.
- Corner E. J. H. A monograph of *Thelephora* // *Beih. Nova Hedwigia*. 1968. H. 27. 110 p.
- Corner E. J. H. Supplement to “A monograph of *Clavaria* and allied genera” // *Beih. Nova Hedwigia*. 1970. H. 33. 299 p.
- Corner E. J. H. Merulioid fungi in Malaysia // *Gdns’ Bull. Singapore*. 1971. Vol. 25. P. 355–381.
- Corner E. J. H. The seeds of dicotyledones. Vols 1–2. Cambridge: Univ. Press, 1976. 311 + 552 pp.
- Corner E. J. H. The freshwater swamp-forest of South Johore and Singapore // *Gdns’ Bull. Singapore. Suppl.* 1. 1978. 266 p.
- Corner E. J. H. The agaric genera *Lentinus*, *Panus*, and *Pleurotus*, with particular reference to Malasyan species // *Beih. Nova Hedwigia*. 1981. H. 69. P. 1–169.
- Corner E. J. H. Ad Polyporaceas I. *Amauroderma* and *Ganoderma* // *Beih. Nova Hedwigia*. 1983. H. 75. P. 1–182.
- Corner E. J. H. Ad Polyporaceas II & III. *Polyporus*, *Mycobonia*, and *Echinochaete*. *Piptoporus*, *Buglossoporus*, *Laetiporus*, *Meripilus*, and *Bondarzewia* // *Beih. Nova Hedwigia*. 1984. H. 78. P. 1–222.
- Corner E. J. H. The genus *Clavulina* (Basidiomycetes) in south-eastern Australia // *Australian J. Bot.* 1986. Vol. 34, N 1. P. 103–105.
- Corner E. J. H. Ad Polyporaceas V. The genera *Albatrellus*, *Boletopsis*, *Corioloopsis* (dimitic), *Cristelloporia*, *Diacanthodes*, *Elmerina*, *Fomitopsis* (dimitic), *Gloeoporus*, *Grifola*, *Hapalopilus*, *Heterobasidion*,

- Hydnopolyporus, Ischnoderma, Loweporus, Parmastomyces, Perenniporia, Pyrofomes, Steccherinum, Trechispora, Truncospora and Tyromyces // *Beih. Nova Hedwigia*. 1989. H. 96. P. 1–218.
- Corner E. J. H. *Ad Polyporaceas VI. The genus Trametes* // *Beih. Nova Hedwigia*. 1990. H. 97. 206 p.
- Corner E. J. H. *Agarics in Malesia: I Tricholomatoid, II Mycenoid* // *Beih. Nova Hedwigia*. 1994. H. 109. 271 p.
- Cotter D. A. *Spore activation* // *The Fungal spore: morphogenetic controls*. L. etc., 1981. P. 385–411.
- Cribb A. B. *Notes on Trentepohlia from Queensland including one growing on a spider* // *Univ. Queensland Pap.* 1964. Vol. 4, N 9. P. 99–108.
- Crossland C. J. *Dissolved nutrients in coral reef waters* // *Perspectives on coral reefs*. Townsville, 1983. P. 56–68.
- Cunningham G. H. *Notes on classification of the Polyporaceae* // *N. Zealand J. Sci. Technol.* 1946. Vol. 28, sec. A. P. 238–251.
- Cunningham G. H. *The Thelephoraceae of Australia and New Zealand* // *Bull. New Zealand Dept. Sci. Ind. Res.* 1963. N 145. P. 1–359.
- Dahlberg A. *Population ecology of Suillus variegatus in old Swedish Scots pine forests* // *Mycol. Res.* 1997. Vol. 101, pt. 1. P. 47–54.
- Demoulin V. *The origin of Ascomycetes and Basidiomycetes. The case for a red algal ancestry* // *Bot. Rev.* 1974. Vol. 40. P. 315–345.
- Denizot M. *Les Algues Floridées encroûtantes, à l'exclusion des Corallinacées*. Paris, 1968. 210 p.
- Dennison W. C., Carroll G. C. *The primitive ascomycete: a new look at an old problem* // *Mycologia*. 1966. V. 58. P. 249–269.
- Donk M. A. *A conspectus of the families of Aphyllophorales* // *Persoonia*. 1964. Vol. 3. P. 199–324.
- Donk M. A. *Check list of European Polypores*. Amsterdam–London, 1974. 469 p.
- Donk M. A. *Multiple convergence in the polyporaceous fungi* // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 393–422.
- Drude O. *Die sistematische und geographische Anordnung der Phanerogames* // *Schenk A. Handbuch der Botanik*. 1887. Bd. 3. S. 175–496.
- Dutta S., Roy A. *Notes on Microporus xanthopus (Fr.) Kuntze* // *Nova Hedwigia*. 1985. Bd. 2. S. 1–7.
- Edwards P. *A classification of plants into higher taxa based on cytological and biochemical criteria* // *Taxon*. 1976. Vol. 25. P. 529–542.
- Ellison M., Harvell C. D. *Size hierarchies in Membranipora membranacea: Do colonial animals follow the same rules as plants?* // *Oikos*. 1989. Vol. 55, N 3. P. 349–355.

- Eriksson O. The families of bitunicate ascomycetes // Opera Bot. 1981. Vol. 60. P. 1–220.
- Eriksson O., Winka K. Supraordinal taxa of Ascomycota // Myconet. 1997. Vol. 1, Pt. 1. P. 1–16.
- Evans H. C. Coevolution of entomogenous fungi and their insect hosts // Eds. Pirozynski K. A., Hawksworth D. L. Coevolution of fungi with plants and animals. L. etc.: Acad. Press, 1988. P. 149–171.
- Falck R. Die Meruliusfäule des Bauholzes: Neue Untersuchungen über Unterscheidung, Verbreitung, Entstehung und Bekämpfung des echten Hausschwammes // Möller A. Hausschwamm-Forschungen. Jena, 1912. S. 1–405.
- Fayod V. Prodrôme d'une histoire naturelle des Agaricinés // Ann. Sci. Nat., Ser. 7. 1889. T. 9. P. 181–411.
- Fidalgo M. E. P. K. The genus *Osmoporus* Sing. // Rickia. 1962. Vol. 1. P. 95–138.
- Frey E. Die Berücksichtigung der Lichenen in der soziologischen Pflanzengeographie, speciell in den Alpen // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1923. H. 35, Bd. 1 S. 304–320.
- Fry W. G. Taxonomy, the individual and the sponge // Biol. Systematics colon. organisms. L., 1979. P. 39–80.
- Gams H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Bergifflklärung und Methodik der Biocoenologie // Vierteljahrßr. Naturf. Ges. Zurich. 1918. H. 63. S. 293–493.
- Gams W. How natural should anamorph genera be? // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73 (Suppl. 1). P. S747–S753.
- Gäumann E. Die Pilze. Basel; Stuttgart: Birkhäuser Verl., 1964. 541 S.
- GINNS J. *Schizophyllum commune* // Fungi Canadensis. 1974. N 42. 2 p.
- GINNS J., Lefebvre M. N. L. Lignicolous corticioid fungi (Basidiomycota) of North America. Systematics, distribution, and ecology // Mycol. Mem. 1993. No 19. P. 1–247.
- Gislén T. Epibioses of the Gullmar Fjord // Skr. K. Svensk. Vetensk. 1930. N 3–4.
- Goff L. J., Coleman A. W. The role of secondary pit connections in red algal parasitism // J. Phycol. 1985. Vol. 21. P. 483–508.
- Gross W., Lenze D., Nowitzki U., Weiske J., Schnarrenberger C. Characterization, cloning, and evolutionary history of the chloroplast and cytosolic class I aldolases of the red alga *Galdieria sulphuraria* // Gene. 1999. Vol. 230. P. 7–14.
- Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Bd. 2. Berlin: Reimer, 1866. 462 S.

- Hallenberg N. Speciation and distribution in Corticiaceae (Basidiomycetes) // Plant Syst. Evol. 1991. N 177. P. 93–110.
- Hallenberg N. Evolutionary processes on species level in wood-inhabiting Basidiomycetes // Folia Cryptog. Estonica. 1998. Fasc. 33. P. 35–40.
- Hallenberg N., Larsson E., Mahlapuu M. Phylogenetic studies in Peniophora (Basidiomycetes) // Mycol. Res. 1996. Vol. 100. P. 179–187.
- Hansen L., Knudsen H., eds. Nordic Macromycetes. Vol. 3: heterobasidioid, aphyllorphoroid and gastromycetoid Basidiomycetes. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 445 p.
- Heim R. Le genre *Inocybe* // Encycl. Mycol. Paris, 1931. 429 p.
- Heim R. The interrelationships between the Agaricales and Gasteromycetes // Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville: Tennessee Press, 1971. P. 505–534.
- Herter W. Pilze. 2. Autobasidiomycetes // Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. 1910. Bd 6. S.1–192.
- Hibbett D. S., Fukumasa-Nakai Y., Tsuneda A., Donoghue M. J. Phylogenetic diversity in shiitake inferred from nuclear ribosomal DNA sequences // Mycologia. 1995. Vol. 87. P. 618–638.
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycological Research. 2007. Vol. 111, N 5. P. 509–547.
- Hilfizer A. Etude sur la vegetation epiphyte de la Boheme. Prague, 1925. 200 p.
- Hintz W. E. A., Anderson J. H., Horgen P. A. Nuclear migration and mitochondrial inheritance in the mushroom *Agaricus bitorquis* // Genetics. 1988. Vol. 119. P. 35–41.
- Howard R. J., Gow N. A. R. (eds). The Mycota. A comprehensive treatise on Fungi as experimental systems for basic and applied research. VIII. Biology of the fungal cell (2nd ed.). Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 2007. 341 p.
- Hueber F. M. Rotted wood-alga-fungus: the history and life of Prototaxites Dawson 1859 // Rev. Palaeobot. Palin. 2001. Vol. 116. P. 123–158.
- Humboldt A. Idee zur einer Physionomik der Gewachse. Tubingen: Cotta, 1806. 28 S.
- Huxley J. S. Clines as auxillary method in taxonomy // Bidr. Dierk. 1939. H. 27. S. 491.
- Imazeki R. Studies in Ganoderma of Nippon // Bull. Tokyo Sc. Mus. 1939. Vol. 1. P. 29–52.
- Jeffrey C. The origin and differentiation of the archegoniate land plants // Bot. Notiser. 1962. Vol. 115, N 4. P. 446–456.

- Jeffrey C. The origin and differentiation of the archegoniate land plants: a second contribution // Kew Bull. 1967. Vol. 21, N 2. P. 335–349.
- Jeffries P., Young T. W. K. Ultrastructure of septa in *Dimargaris cristalligena* R. K. Benjamin // J. Gen. Microbiology. 1979. Vol. 111. P. 303–311.
- Johansen H. W. Ontogeny of sexual conceptacles in a species of *Bossiella* (Corallinaceae) // J. Phycol. 1973. Vol. 9. P. 141–148.
- Jülich W. Higher taxa of Basidiomycetes // Bibl. Mycol. Vaduz: J. Cramer, 1982 (1981). 485 p.
- Keeling P. J. Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, N 10. P. 1481–1493.
- Kennedy L. L., Larcade R. J. Basidiocarp development in *Polyporus adustus* // Mycologia. 1971. Vol. 63. P. 69–78.
- Kerner A. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck: Verl. Wagner Univ., 1863. 348 S.
- Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. N.Y. etc.: Oxford Univ. Press, 2001. 672 p.
- Klebs G. Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien // Untersuch. Bot. Inst. Tübingen. 1883. H. 1. S. 233–360.
- Knecht J. Zur stellung von *Oudemansiella platyphylla* (Pers. ex Fr.) Mos. und Vergleich mit *Oudemansiella radicata* (Relh. ex Fr.) Bours. und *Tricholomopsis rutilans* (Schaeff. ex Fr.) Sing. // Schw. Z. Pilzk. 1967. H. 39. S. 177–188.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Is *Ascophyllum nodosum* lichenized? // Botanica Marina. 1972. Vol. 15. P. 109–112.
- Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology. The higher fungi. N. Y. etc.: Acad. Press, 1979. 690 p.
- Kohlmeyer J., Hawkes M. W. A suspected case of mycophycobiosis between *Mycosphaerella apophlaeae* (Ascomycetes) and *Apophlaea* (Rhodophyta) // J. Phycol. 1983. V. 19. P. 257–260.
- Kõljalg U., Renvall P. *Hydnellum gracilipes* — a link between stipitate and resupinate Hymenomycetes // Karstenia. 2000. Vol. 40. P. 71–77.
- Kotlabá F., Pouzar Z. Dozámky k třídéné evropských chorošů // Česká Mykol. 1957. Vol. 11, N 3. P. 152–170.
- Kotlabá F., Pouzar Z. Taxonomic and nomenclatural notes on some macromycetes // Česká Mykol. 1972. Vol. 26. P. 217–222.
- Krassilov V. A. Macroevolutionary events and the origin of higher taxa // Wasser S. P. (ed.) Evolutionary theory and processes: Modern Hori-

- zons. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 265–289.
- Kreger-van Rij N. J. W., Veenhuis M. Some features of vegetative and sexual reproduction in *Endomyces* species // *Can. J. Bot.* 1972. Vol. 50. P. 1691–1695.
- Kreisel H. Die systematische Stellung der Gattung *Polyporus* // *Z. Pilzk.* 1960. Bd. 26, H2/3. S. 44–47.
- Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena: Gustav Fischer, 1969. 245 S.
- Kreisel H., Shauer F. Dimorphism in System der Pilze-Grauzone der Taxonomie? // *ZBL Microbiol.* 1989. H. 144. S. 219–229.
- Krüger D., Gargas A. The basidiomycete genus *Polyporus* — an emendation based on phylogeny and putative secondary structure of ribosomal RNA molecules // *Feddes Repertorium*. 2004. Vol. 115. P. 530–546.
- Kühner A. Les Hymenomycetes agaricoides // *Bull. Soc. Linn. Lyon* (num. spec.). 1980. T. 49. P. 1–1027.
- Kwon-Chung K. J., Popkin T. J. Ultrastructure of septal complex in *Filobasidiella neoformans* (*Cryptococcus neoformans*) // *J. Bact.* 1976. Vol. 126. P. 524–528.
- L'Hardy-Halos M.-Th. Recherches sur les Cérarniacées (Rhodophycées—Cérarniales) et leur morphogénèse. I. Structure d'appareil végétatif et des organes reproducteurs // *Rev. Gen. Bot.* 1970. T. 77. P. 911–913.
- L'Hardy-Halos M.-Th. Sur le développement experimental des pleuridies chez quelques *Anthithamnion* carpospores (Rhodophycées—Cérarniacées) // *C. r. Acad. Sci.* 1966. T. 263. P. 3.
- Lankester E. R. Notes on the embryology and classification of the animal kingdom // *Quart. J. Microsc. Sci.* 1877. Vol. 17. P. 395–454.
- Larsen M. J., Cobb-Pouille L. A. Phellinus (Hymenochaetaceae). A survey of the world taxa // *Synopsis Fung.* 3. Oslo: Fungiflora, 1990. 206 p.
- Leipe D. D., Wainright P. O., Gunderson J. H., Porter D., Patterson D. J., Valoise F., Himmerich S., Sogin M. L. The stramenopiles from a molecular perspective, 16S-like rRNA sequences from *Labyrinthuloides minuta* and *Cafeteria roenbergensis* // *Phycologia*. 1994. Vol. 33. P. 369–377.
- Lemke P. A. The genus *Aleurodiscus* (sensu lato) in North America // *Can. J. Bot.* 1964. Vol. 42. P. 723–768.
- Lentz P. L. Analysis of modified hyphae as a tool in taxonomic research in the higher Basidiomycetes // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 99–122.

- Lewis L. A., McCourt R. M. Green algae and the origin of land plants // *Amer. J. Bot.* 2004. Vol. 91, N 10. P. 1535–1556.
- Lignier O. Essai sur l'évolution morphologique du règne végétale // *Bull. Soc. Linn. Norm.* 1908. T. 6., ser. 3. P. 34–62.
- Linder D. H. Evolution of the Basidiomycetes and its relation to the terminology of the basidium // *Mycologia.* 1940. Vol. 32, N 4. P. 419–447.
- Locquin M. Une nouvelle technique d'étude des périspores amyloïdes; application au développement des spores de *Fayodia bisphaerigera* (Lange) Kühner // *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon.* 1943. T. 12 (nos 8–9). Pp. 110–112; 122–128.
- Locquin M. *Mycologie générale et structurale.* Paris: Masson, 1984. 552 p.
- Lutzoni F., Kauff F., Cox C. J. et al. Assembling the fungal tree of life: progress, classification, and evolution of subcellular traits // *Am. J. Bot.* 2004. Vol. 91, N 10. P. 1446–1480.
- Maas Geesteranus R. A. Hyphal structures in *Hydnium*. III // *Koninkl. Ned. Akad. Wetensch. Ser. C.* 1963. Vol. 66. P. 426–436.
- Malloch D., Cain R. F. The Trichocomataceae: Ascomycetes with *Aspergillus*, *Paecilomyces*, and *Penicillium* imperfect states // *Can. J. Bot.* 1972. Vol. 50. P. 2613–2628.
- Malysheva V. F., Zmitrovich I. V. *Phellinus lonicerinus* and its sib, *Ph. conchatus*: an outline of comparative morphology // XI Съезд Русского Ботанического Общества. Т. 1. Барнаул, 2003. С. 39–40.
- Massicotte H. B., Melville L. H., Peterson R. L. Building a basidiocarp: a case study of *Laccaria* spp. Fruitbodies in the extra-radical mycelium of *Pinus* ectomycorrhizas // *Mycologist.* 2005. Vol. 19, pt. 4. P. 141–149.
- May G., Taylor J. W. Patterns of mating and mitochondrial DNA inheritance in the agaric basidiomycete *Coprinus cinereus* // *Genetics.* 1988. Vol. 118. P. 213–220.
- McCourt R. M., Karol K. G., Bell J., Helm-Bychowski K. M., Grajewska A., Wojciechowski M. F., Hoshaw R. W. Phylogeny of conjugating green algae (Zygnemophyceae) based on *rbcL* sequences // *J. Phycol.* 2000. Vol. 31. P. 747–758.
- Metzenberg R. L., Glass N. L. Mating type and mating strategies in *Neurospora* // *Bioessays.* 1990. Vol. 12. P. 53–59.
- Meyen S. V. Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need for cross-pollination // *Acta Biotheor.* 1978. Vol. 27, N 7. P. 21–36.

- Miettinen O., Niemelä T., Spirin W. Northern *Antrodiella* species: the identity of *A. semisupina* and type studies of related taxa // *Mycotaxon*. 2006. Vol. 96. P. 211–239.
- Miller O. K., Watling R. Whence cometh the agarics? A reappraisal // *Evolutionary biology of the fungi*. Cambridge: Univ. Press, 1987. P. 435–448.
- Mims C. W. Using electron microscopy to study plant pathogenic fungi // *Mycologia*. 1991. Vol. 83, N 1. P. 1–19.
- Mock H.-P., Emmerling M., Seiz H. U. Cell wall synthesis in carrot cells: Comparison of suspension-cultured cells and regenerating protoplasts // *Physiol. Plant*. 1990. Vol. 79. P. 347–353.
- Moore D. Fungal morphogenesis. L.: Cambridge Univ. Press, 1998. xiv + 469 p.
- Moore R. T. An alternative concept of fungi based on their ultrastructure // *Recent Adv. Microbiol*. 1971. Vol. 10. P. 49–64.
- Moore R. T. Micromorphology of yeasts and yeast-like fungi and its taxonomic implications // *Stud. Mycol*. 1987. Vol. 30. P. 203–226.
- Moore R. T., Kreger-van Rij N. J. W. Ultrastructure of *Filobasidium Olive* // *Can. J. Microbiol*. 1972. Vol. 18. P. 1949–1951.
- Murrill W. A. Polyporaceae. In Murrill W. A., Burlingham G. S., Pennington L. H., Barnhart J. H. *North American Flora*. Vol. 9. 1908. P. 1–132.
- Murrill W. A. The Polyporaceae of North America. I. The genus *Ganoderma* // *Bull. Torrey Bot. Club*. 1902. Vol. 29. P. 599–608.
- Nickol A. A., Muller N. E., Bausenwein U., Bayer M. G., Maier T. L., Schenk H. E. *Cyanophora paradoxa*: nucleotide sequence and phylogeny of the nucleus encoded muroplast fructose-1,6-biphosphate aldolase // *Z. Naturf.* Vol. 55. P. 991–1003.
- Niemelä T. Growing old: Twenty years of morphological changes in a polypore // *Windahlia*. 1986. Vol. 16. P. 27–33.
- Niemelä T. The *Skeletocutis subincarnata* complex (Basidiomycetes), a revision // *Acta Bot. Fennica*. 1998. N 161. P. 1–35.
- Nilsson R. H., Hallenberg N., Norden B., Maekawa N., Wu S.-H. Phylogeography of *Hyphoderma setigerum* (Basidiomycota) in the Northern Hemisphere // *Mycol. Res*. 2003. Vol. 107. P. 645–652.
- Nuss I. Untersuchungen zur systematischen Stellung der Gattung *Polyporus* // *Hoppea*. 1980. Bd 39. S. 127–198.
- Oberwinkler F. Das neue System der basidiomyceten // W. Frey et al (eds.) *Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen*. Stuttgart, New York; Fischer Verlag, 1977. P. 59–105.

- Oberwinkler F. Primitive Basidiomyceten // Ann. Mycol. — Sydowia. 1965. Ser. 2. Vol. 19. P. 17–72.
- Oberwinkler F. The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of basidiomycetes // Wells K., Wells E.K. (eds.) Basidium and basidiocarp. 1982. P. 9–35.
- Oberwinkler F. Was ist ein Basidiomycet? // Z. Mykol. 1978. Bd 44. S. 13–29.
- Ochsner F. Studien über Epiphytvegetation der Schweiz // Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges. 1928. H. 63.
- Oliviera M. B. M., Zangan G. T. Effect of glucose on α -glucan degradation in *Polyporus circinatus* // J. Bacteriol. 1981. Vol. 145. P. 171–174.
- Otegui M., Staehelin L. A. Cytokinesis in flowering plants: more than one way to divide a cell // Curr. Op. Pl. Biol. 2000. Vol. 3. P. 493–502.
- Overholts L. O. Research methods in the taxonomy of Hymenomycetes // Proc. Int. Con. Plant Sci. 1929. Vol. 2. P. 1688–1712.
- Palmer J. D., Soltis D. E., Chase M. W. The plant tree of life: an overview and some points of view // Am. J. Bot. 2004. Vol. 91, N 10. P. 1437–1445.
- Parguey-Leduc A. Marius Chadeaud (1900–1984) // Cryptog. Mycol. 1984. T. 5, Fasc. 3. P. 155–169.
- Parmasto E. Conspectus systematis Corticiacearum. Tartu: Inst. Zool. Bot. 1968. 261 p.
- Parmasto E. Corticioid fungi: a cladistic study of a paraphyletic group // Can. J. Bot. 1995. Vol. 73, suppl. 1: sect. E–H. P. 843–852.
- Parmasto E. On the origin of the Hymenomycetes (What are corticioid fungi?) // Windahlia. 1986. Vol. 16. P. 3–19.
- Parmasto E. *Paullicorticium curiosum* Parm. et Žukov sp. nov. and the phylogenetical development of the basidium of the corticiaceous fungi // Česká Mykol. Vol. 23. 1969. P. 73–78.
- Parmasto E. Species concept in Hymenochaetaceae // Proc. Indian Acad. Sci. 1985. Vol. 94, N 1–2. P. 369–380.
- Pascher A. über Flagellaten und Algen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1914. N 32. S. 136–160.
- Pascher A. Über die morphologische Entwicklung der Flagellaten zu Algen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1924. N 42. S. 148–155.
- Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreichen und Versuch einer Einreichung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // Beih. Bot. Centralbl. 1931. T. 48, N 2 S. 390–409.

- Pegler D. N., Young T. W. K. Basidiospore morphology in the Agaricales // *Beih. Nova Hedwigia*. 1971. H. 35. 210 p.
- Pegler D. N., Young T. W. K. A natural arrangement of the Boletales, with reference to spore morphology // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1981. Vol. 76. P. 103–146.
- Pegler D. N. The genus *Lentinus*: A world monograph // *Kew Bull.* 1983. Add. ser. X. P. 1–281.
- Pegler D. N., Young T. W. K. Anatomy of the *Lentinus* hymenophore // *Trans. British mycol. Soc.* 1983. Vol. 80. P. 469–482.
- Petersen R. H. Interfamilial relationships in the clavarioid and cantharelloid fungi // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 345–371.
- Petersen R. H. Notes on clavarioid fungi XVIII. A preliminary outline of *Clavulina* in Southeastern Australia // *Nova Hedwigia*. 1983. H. 37. P. 19–35.
- Petersen R. H. There's more to a mushroom than meets the eye: Mating studies in the Agaricales // *Mycologia*. 1995. Vol. 87. P. 1–17.
- Petersen R. H., Ridley G. S. A New Zealand *Pleurotus* with multiple-species sexual compatibility // *Mycologia*. 1996. Vol. 88. P. 198–207.
- Pinto-Lopes J. "Polyporaceae". Contribuição para a sua bio-taxonomia // *Mem. Soc. Broteriana*. 1952. Vol. 8. P. 5–191.
- Pirozynski K. A. Interactions between fungi and plants through ages // *Can. J. Bot.* 1981. Vol. 59. P. 1824–1827.
- Policard A., Bessis M., Locquin M. *Traité de microscopie. Instruments et techniques*. Paris: Masson et Cie eds., 1957. 608 p.
- Pontecorvo G. The genetics of *Aspergillus nidulans* // *Adv. Gen.* 1953. Vol. 5. P. 141–238.
- Pontecorvo G. The parasexual cycle in fungi // *Ann. Rev. Microbiol.* 1956. Vol. 10. P. 393–404.
- Pontecorvo G., Sermoniti G. Parasexual recombination in *Penicillium chrysogenum* // *J. Gen. Microbiol.* 1954. Vol. 11. P. 94–104.
- Pontecorvo G., Käfer E. Genetic analysis based on mitotic recombination // *Adv. Gen.* 1958. Vol. 9. P. 71–104.
- Pouzar Z. Studies in the taxonomy of the polypores. I // *Česká Mykol.* 1966. Vol. 20, N 3. P. 171–177.
- Powell M. J. Fine structure of plasmodesmata in a chytrid // *Mycologia*. 1974. Vol. 66. P. 606–614.
- Prillinger H. Yeasts and anastomoses: their occurrence and implications for the phylogeny of Eumycota // *Evolutionary biology of the fungi*. Cambridge, 1987. P. 355–378.

- Prillinger H., Oberwinkler F., Umile C., Tlachac K., Bauer R., Dörfler C., Taufratzhofner E. Analysis of cell wall carbohydrates (neutral sugars) from ascomycetous and basidiomycetous yeasts with and without derivatization // J. Gen. appl. Microbiol. Tokyo. 1993. Vol. 39. P. 1–34.
- Pryer K. M., Schuettelpelz E., Wolf P. G., Schneider H., Smith A. R., Cranfill R. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, N 10. P. 1582–1598.
- Putrament A., Polakowska R., Baranowska H., Ejchart A. On homozygotization of mitochondrial mutations in *Saccharomyces cerevisiae* // T. Bücher et al. (ed.) Genetics and biogenesis of chloroplasts and mitochondria. Amsterdam: Horth-Holland Publ. Co., 1976. P. 415–418.
- Raitviir A.G. Review of heterobasidial fungi of USSR in connection with some problems of phylogeny and mycogeography: Ref. of PhD thesis. Tartu, 1964. 22 p.
- Raunkiaer C. Plant life forms. Oxford: Clarendon, 1937. 104 p.
- Rayner A. D. M. The challenge of the individualistic mycelium // Mycologia. 1991. Vol. 83, N 1. P. 48–71.
- Redhead S. A. Mycological observations, 4–12: on *Kuehneromyces*, *Stropharia*, *Marasmius*, *Mycena*, *Geopetalum*, *Omphalopsis*, *Phaeomarasmius*, *Naucoria* and *Prunulus* // Sydowia. 1984. Vol. 37. P. 246–270.
- Redhead S. A. The Xerulaceae (Basidiomycetes), a family with sarcodimitic tissues // Can. J. Bot. 1987. Vol. 65, N 8. P. 1551–1562.
- Reichert I., Avizohar Z. An anatomical study of the fruit-body of the wood-rotting fungus *Ganoderma lucidum* (Leys.) Karst. in Palestine // Palestine J. Bot. 1939. Ser. 2. P. 252–285.
- Reid D. A. A monograph of the stipitate stereoid fungi // Beih. Nova Hedwigia. 1965. H. 18. P. 1–388.
- Reid D. A. “A monograph of Cantharelloid fungi. Annals of botany memoirs no 2. By E. J. H. Corner” // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1967. Vol. 50. P. 333–335.
- Reijnders A.F. M. The histogenesis of bulb- and trama tissue of the higher Basidiomycetes and its phylogenetic implications // Persoonia. 1977. Vol. 9. P. 329–361.
- Richards T. A., Cavalier-Smith T. Myosin domain evolution and the primary divergence of eukaryotes // Nature. 2005. N 436. P. 1113–1118.
- Ritz K., Crawford J. Quantification of the fractal nature of colonies of *Trichoderma viride* // Mycol. Res. 1990. Vol. 94. P. 1138–1152.

- Rosen B. R. Modules, members and communes: a postscript introduction to social organisms // Biol. Systematics colon. organisms. L., 1979. P. 11.
- Roy A., Mitra A. Notes on the hyphal systems of *Trametes mollis* (Sommerf.) Fr. (Polyporaceae) // Nova Hedwigia. 1986. H. 43. P. 467–472.
- Ryvarden L., Gilbertson R. L. European polypores. Part 1. Abortiporus–Lindtneria // Synopsis Fung. 6. Oslo: Fungiflora, 1993. P. 1–387.
- Ryvarden L., Gilbertson R. L. European polypores. Part 2. Meripilus–Tyromyces // Synopsis Fung. 7. Oslo: Fungiflora, 1994. P. 388–743.
- Sawada K. Descriptive catalogue of the Formosan fungi // Formosa Gov. Res. Rep. 1942. N 83. P. 101–110.
- Selosse M.-A. Prototaxites: A 400 Myr old giant fossil, a saprophytic holobasidiomycete, or a lichen? // Mycol. Res. 2002. Vol. 106. P. 642.
- Schmid E. Die erfassung der Vegetationseinheiten mit floristischen und epimorphologischen Analysen // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1963. H. 73. S. 276–324.
- Schulz K. Die Flechtenvegetation der Mark Brandenburg. Berlin, 1931.
- Sederoff R. R. Structural variation in mitochondrial DNA // Adv. Gen. 1984. Vol. 22. P. 1–108.
- Seravin L. N. The principle of counter-directional morphological evolution and its significance for construction the megasystem of protists and other eukaryotes // Protistology. 2001. Vol. 2, N 1. P. 6–14.
- Simmonds D. H. Plant cell removal: cause for microtubule instability and division abnormalities in protoplast cultures? // Physiol. Plant. 1992. Vol. 85. P. 387–390.
- Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. 2nd ed. Weinheim, 1962. 915 p.
- Singer R. A revision of the genus *Melanomphalia* as a basis of the phylogeny of the Crepidotaceae // Evolution in the higher Basidiomycetes. Knoxville, 1971. P. 441–475. Discussion: P. 475–480.
- Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. 3rd ed. Vaduz: J. Cramer, 1975. 912 p.
- Singer R. The Agaricales in modern taxonomy. 4th ed. Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1986. 981 p.
- Smith M. L., Anderson J. B. Restriction fragment length polymorphisms in mitochondrial DNAs of *Armillaria*: identification of North American biological species // Mycol. Res. 1989. Vol. 93. P. 247–256.
- Sparrow F. K. Aquatic Phycomycetes. 2nd ed. Michigan, 1960. 1187 p.

- Spirin W. A. Notes on some rare polypores, found in Russia 2. *Junghuhnna vitellina* sp. nova, plus genera *Cinereomyces* and *Skeletocutis* // *Karstenia*. 2005. Vol. 45. P. 103–113.
- Spirin W. A., Zmitrovich I. V., Malysheva V. F. Notes on *Pereniporiaceae*. St. Petersburg: All-Russian Institute of Plant protection, 2005. 67 p.
- Stalpers J. A. *Auriculariopsis* and the *Schizophyllales* // *Persoonia*. 1988. Vol. 13, pt 4. P. 495–504.
- Stalpers J. The genus *Ptychogaster* // *Karstenia*. 2000. Vol. 40. P. 167–180.
- Stamets P. *Mycelium running. How mushrooms can help save the world*. Berkeley—Toronto: Ten Speed Press, 2005. 339 p.
- Starobogatov Ya. I. The position of flagellated protists in the system of lower eukaryotes // *Cytology*. 1995. Vol. 37. P. 1030–1037.
- Stechmann A., Cavalier-Smith T. The DHFR-TS fusion protein suggests that the eukaryote root is near the Amoebozoa/opisthokont divergence // BSSP meet. held Bristol Univ. 2002. S. 6.
- Strikmann É., Chadefaud M. Recherches sur les asques et les périthèces des *Nectria*, et réflexions sur l'évolution des Ascomycètes // *Rev. Gen. Bot.* 1961. T. 68, N 811. P. 725–770. Pl. LXIV—LXX.
- Suh S.-O., Hirata O., Sugiyama J., Komagata K. Septal ultrastructure of basidiomycetous yeasts and their taxonomic implications with observations on the ultrastructure of *Erythrobasidium hasegawianum* and *Sympodiomycopsis paphiopedili* // *Mycologia*. 1993. Vol. 85. P. 30–37.
- Taylor T. N., Hass H., Kerp H. The oldest fossil ascomycetes // *Nature*. 1999. Vol. 399, N 6737. P. 648.
- Talbot P. H. B. *Micromorphology of the lower Hymenomycetes* // *Bothalia*. 1954. Vol. 6. P. 249–299.
- Teixeira A. R. Characteristics of the generative hyphae of polypores of North America, with special reference to the presence or absence of clamp-connections // *Mycologia*. 1960. Vol. 52. P. 30–39.
- Teixeira A. R. Método para estudo das hifas do carpóforo de fungos polipóreos. *Inst. Bot. S. Paulo Publ.*, 1956. 22 p.
- Teixeira A. R. The taxonomy of the Polyporaceae // *Biol. Rev.* 1962. Vol. 37. P. 51–81.
- Teng S.-C. *Fungi of China*. Beijing: Science Press, 1963. 808 p.
- Thiers H. D. Some ideas concerning the phylogeny and evolution of the boletes // *Evolution in the higher Basidiomycetes*. Knoxville, 1971. P. 423–436.
- Thiers H. D. The secotioid syndrome // *Mycologia*. 1984. Vol. 76. P. 1–8.

- Thomas H. H. The old morphology and the new // *Proc. Linn. Soc.* 1932. Vol. 145. P. 17–32.
- Thorn R. G. Some polypores misclassified in *Piptoporus* // *Karstenia*. 2000. Vol. 40. P. 181–187.
- Todd N. K., Rayner A. D. Fungal individualism // *Sci. Prog.* 1980. Vol. 60, N 263. P. 331–354.
- Turesson G. The genotypic response of the plant species to the habitat // *Hereditas*. 1922. Vol. 3. P. 211–350.
- Turesson G. Genecological units and their classificatory value // *Svensk Bot. Tidskr.* 1930. H. 24. P. 511–545.
- Uecker F. A., Johnson D. A. Morphology and taxonomy of species of *Phomopsis* on *Asparagus* // *Mycologia*. 1991. Vol. 83, N 2. P. 192–199.
- Verma D. P. S. Cytokinesis and building of the cell plate in plants // *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 2001. Vol. 52. P. 751–784.
- Walt van der J. P. The yeasts — a conspectus // *Stud. Mycol.* 1987. N 30. P. 19–31.
- Walt van der J. P., Hopsu-Havu V. K. A colour reaction for the differentiation of ascomycetous and hemibasidiomycetous yeasts // *Antonie van Leeuwenhoek*. 1976. Vol. 42. P. 157–163.
- Warming E. bber perenne Gewasche // *Gelehrte Gesellschaften*. 1884. S. 184–188.
- Wasser S. P., Zmitrovich I. V., Didukh M. Ya., Spirin W. A., Malysheva V. F. Morphological traits of *Ganoderma lucidum* complex highlighting *G. tsugae* var. *jannieae*: The current generalization. Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2006. 187 p.
- Watling R. E. J. H. Corner — A personal appreciation // *Mycologist*. 1997. Vol. 11, Pt 2. P. 96–97.
- Watling R., Largent D. Macro- and microscopic analysis of the cortical zones of basidiocarps of selected agaric families // *Nova Hedwigia*. 1977. Bd 28. P. 569–617.
- Wells K. Ultrastructural features of developing and mature basidia and basidiospores of *Schizophyllum commune* // *Mycologia*. 1965. Vol. 57. P. 236–261.
- Wessels J. G. H. Hydrophobins: proteins that change the nature of fungal surface // *Adv. Microb. Physiol.* 1997. Vol. 38. P. 1–45.
- White J. The plant as a metapopulation // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1979. Vol. 10. P. 109–145.
- Whittaker R. H. New concept of kingdoms of organisms // *Science*. 1969. Vol. 163. P. 150–160.
- Willis J. Age and area. A study of geographical distribution and origin of species. Cambridge: Univ. Press., 1922. 250 p.

- Wilson C. The telome theory // Bot. Rev. 1953. Vol. 19, N 7. P. 417–437.
- Wright S. Evolution of Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97–159.
- Yli-Mattila T. Photobiology of fruit body formation in the basidiomycete *Schizophyllum commune* // Reps Dep. Biol. Univ. Turku. 1990. No 27. 295 p.
- Zhao J.-D., Zhang X.-Q. Flora fungorum sinicorum. Vol. 18. Ganodermataceae. Beijing: Science Press, 2000. 199 p.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena: Fischer, 1930. 452 S.
- Zimmermann W. On the phylogeny of the stele // Bot. Magazine. 1956. Vol. 69. P. 401–409.
- Zmitrovich I. V. A revised eukaryote tree: the case for a euglenozoan root // International Journal on Algae. 2003. Vol. 5, N 2. P. 1–38.
- Zmitrovich I. V. Modes of growth organization in corticioid basidiocarps // XV Congress of European Mycologists. Saint Petersburg, Russia, September 16–21, 2007. Abstracts. St Petersburg, 2007. P. 180–181.
- Zmitrovich I. V. On morphogeny pathways within the genus *Ganoderma* // Int. J. Medicinal Mushrooms. 2010 (in press).
- Zmitrovich I. V., Wasser S. P. Modern view on the origin and phylogenetics reconstruction of Homobasidiomycetes fungi // Wasser S. P. (ed.) Evolutionary theory and processes: Modern Horizons. Dordrecht, Boston, L.: Kluwer Academic Publishers, 2004. P. 230–263.
- Zmitrovich I. V., Malysheva V. F., Spirin W. A. A new morphological arrangement of the Polyporales. I. Phanerochaetineae // *Mycena*. 2006. Vol. 6. P. 4–56.

EPIMORPHOLOGY AND TECTOMORPHOLOGY OF HIGHER FUNGI

Summary

The present book is dealing with problems of higher fungi morphogeny, morphotype differentiation and epimorphological classification of organisms in question. Two basic fields, therefore, are elaborated: tectomorphology, a field related to modular morphogenetic material, and epimorphology, a field of epiphenomena based on tectomorphology. The following main problems are dealing with in the book.

Taxa vs ecomorphs: understanding from superficial to multidimensional

This part of the book is devoted to elaboration of terminology describing a convergency phenomena. It is assumed that grades are an adaptive aspects of taxa, therefore opposition between grades and taxa is considered rather as an artifact.

The central point of discussion is differentiation of ecomorph concept into three separate aspects. — 1. The planimorph (derived from “plane”) is result of superficial unidimensional convergency; this is a certain commonest feature of beings. 2. The tectomorph (derived from Greek “tektonikos”, i.e. related to building) is result of convergency on the base of common modular material of organisms; this convergency is related to taxa formation. 3. The stylomorph (derived from “style”) is result of superficial convergency too, but, in contrast to planimorph, this convergence is realized within a certain body plan only. The ratio between taxon and ecomorph is multidimensionally analyzed.

The problems of differentiation of primary adaptive and constitutional morphotypes (stylomorphogenesis) in higher fungi as well as its ecological differentiation, isolation and further coenogeographical evolution are discussed. A range of examples was given to show, that the speciation and morphogeny in the higher fungi proceed mainly by allotopic pathway, with dominating influence of ecological isolation.

General principles of fungus morphology

This chapter discusses the origin of fungus morphotype as a whole, the diversification of morphotypes of ascomycetes and basidiomycetes, and morphological aspects of life cycles of the higher fungi.

Two views on fungus morphotype — as derived from apochlorotic alga and opposite one, as result of linear multiplication of germinating chytrid cysts — were discussed. The first one is considered as preferable, because better explained an origin of cell wall in *Fungi*—1 and *Fungi*—2 evolution. The three basic fungal morphotypes, a holocyte, a coenocyte, and a segmentocyte, are established.

The morphogeny pathways within ascomycetes are derived from cenacestral stromatic multilocular archetype. It is assumed that ascomycetous lichens are derived from initially leprose forms. Their secondary light dependence is a reason for strict convergency with multifilamentous algae having polarized growth. Basidiomycetes seem more labile in their morphogeny ways. As a common trend is extensive expansion of mycelium mass to forming of club-like and pileate (gasteroid) forms in soil fungi and crust forms in wood-inhabiting fungi. Probable, many timber fungi have got a crustose appearance secondarily.

The higher fungus life cycle is considered through concept of sporont/gamont alteration. The fungal spore as a subject to huge convergency is considered in structural and developmental aspects.

This block as a whole opens representation on modular material for higher fungus morphogeny, thus a corresponding intermedium paid attention to irreversible differentiation of basidiomycete modules in fibrous tinder fungi. Particularly, the classification of hyphal system is given as proposed by I. V. Zmitrovich, V. F. Malysheva and E. F. Malysheva (2009):

- 1) monomitic (basidiocarp composed by generative hyphae only),
- 2) pseudodimitic (there is an additional type of hyphae, namely pseudoskeletal hyphae),
- 3) subdimitic (there are generative, pseudoskeletal and skeletal hyphae),
- 4) dimitic (there are only generative and skeletal hyphae),
- 5) amphimitic (there are generative and binding hyphae),

6) subtrimitic (there are generative, pseudoskeletal, skeletal, and binding hyphae), and

7) trimitic ones (there are generative, skeletal and binding hyphae).

It was shown that depending on presence or absence of inflated hyphal elements, within the mentioned hyphal systems it can be allocated a certain modifications: polyphysaloid (sclerified hyphae composed by inflated cells), loculiphysaloid (sclerified hyphae having an irregular swellings), and fibroid ones (sclerified hyphae are fibre-like, uninflated). Corner's term «sarcodi(tri)mitic» is recognized as unsuccessful, the better term for this type seems to be polyphysaloid pseudodimitic hyphal system. It is shown that a number of agaricoid taxa, considered earlier as having sarcodimitic system, really has polyphysaloid monomitic one. It is shown a clear transformation range from thin-walled physalohyphae via meripiloid irregularly swelled hyphae to corioid uninflated fibre-like hyphal elements.

A review of epimorphological systems history

Also, the present book is focused on principles and structures of main epimorphological classifications of higher fungi and lichens. The conspects of systems by M. A. Bondarteva, E. Parmasto, B. P. Vassilkov, N. S. Golubkova, S. P. Arefiev, and D. V. Leontiev — A. Yu. Akulov are given and discussed. It was shown that main trend of evolution of morphotype concept is connected to its enrichment from superficial *morph* to *organization pattern*.

A compendium of epimorphological system of higher fungi

The book contains originally elaborated system of morphotypes of higher fungi. As a basic units of the present system a morphotypes around generic level are considered. These morphotypes (stylo-morphs) are arranged into evolved tectomorphological system. The name of each morphotype is derived from Latin generic name (e. g. *Tyromyces* → tyromycetoid).

Also, the general reasons of plant and filamentous form of life are considered. It was shown that plant life with oxygenic photosynthesis at its outset, and out-alienation of assimilated material as its basis, preserves many regularities of form-building to be non-specific of living matter, the main of which being a regular space-

filling with self-similar structures. Megaevolution of phytoecomorph could be viewed as a three-staged pattern of protophytes — cladophytes — telophytes, with each subsequent level resulting from structural aggregation and integration of the previous one. All the three megamorphotypes are distinguished by an open-type growth (in contrast with a closed-type growth of gastrulated animals); with a regulation of form-building varying from decentralized (in which cases organism individualization getting difficult) to quasi-centralized, while a basic evolutionary trend in all the groups being integration strengthening of modules and irreversible differentiation thereof, which on organism level leads to individualization strengthening of ecomorphological subjectivity.

Summarizing aforementioned, it is can be assumed that epimorphological units have certain sense only being considered as adaptive aspects of certain taxa. This term should be concretized, because is applicable to superficially resembling unrelated organization patterns (planimorph) as well as to beings realized within uniform organization pattern (tectomorphs and stylomorphs). An integration of knowledge on these convergent phenomena is possible in frameworks of epimorphology, which projections can be used both in taxo-nomy and ecosystems field researches and modeling.

Д. В. Леонтьев

ФИЛУМ И ЭПИМОРФА В МИРЕ ГРИБОВ: СБЛИЖЕНИЕ ИЛИ ПРОТИВОПОСТАВЛЕНИЕ?

(Размышления над книгой И. В. Змитровича
«Эпиморфология и тектоморфология высших грибов»)

Книга И. В. Змитровича «Эпиморфология и тектоморфология высших грибов» является одним из первых ростков интереснейшего, крайне малоизвестного в микологической среде направления теоретической микологии — всестороннего анализа и систематизации морфотипов.

Научная и просветительская ценность работы не вызывает сомнения. По сути, в русскоязычной среде впервые появилась книга, обобщающая проблематику эпиморфологии грибов в аспекте эволюции и систематики морфотипов. Внимательный читатель, безусловно, оценит многочисленные достоинства этого фундаментального труда, среди которых — глубина осмысления материала, использование интереснейших примеров, тщательный подбор иллюстраций, богатейший понятийный аппарат, интеллигентный стиль изложения.

В настоящем очерке мы остановимся лишь на одной из затрагиваемых И. В. Змитровичем проблем, а именно — вопросу противопоставления филогенетической и экоморфологической систем органического мира, *филемы* и *экоморфемы* (последний термин автор заменяет на «эпиморфему» — и эта замена представляется нам удивительно удачной).

Наметившееся в последнее время разграничение между филемой и эпиморфемой Иван Викторович уже в первых страницах книги решительно отвергает. Надо отметить, что это отрицание носит скорее программный характер: уже во второй главе книги автор предоставляет читателю всю гамму фактического материала, свидетельствующего, на мой взгляд, как раз о принципиальной несводимости двух этих подходов. Метко описывается глубокая полифилетичность грибов *sensu lato*, выделяются филогенетически-гетероегнные морфотипы, где среди грибов даже рассматриваются «потерянные для микологии» *Amoebidiales* и церкомонады *Aphelidea*. Наконец, автор констатирует эпиморфологическую бли-

зость грибов и бесхлорофильных растений (именно за это обычно ругают морфологов-«сепаратистов»)!

Тем не менее, следуя выдвинутой программе, И. В. Змитрович находит интересный путь снятия этого противоречия: он выдвигает концепцию *сращения филемы и эпиморфемы на видовом уровне*. Предполагается, что крупные морфотаксоны (растения, грибы...) весьма далеки по своему наполнению от таксонов филогенетических, но по мере снижения иерархического уровня и учета все более тонких особенностей организмов, совпадения между системами становятся все более глубокими, — и в результате, на уровне вида, филема и эпиморфема сливаются воедино.

Надо отдать должное изяществу этой модели. Однако при попытке ее реализации нас ждут определенные затруднения. Например, в систематике миксомицетов наиболее общим морфологическим критерием является конструкция спорофора (плодового тела, представляющего в этой группе репродуктивную стадию развития всего организма). На уровне порядков эти морфы принципиально не совпадают с филотаксонами (в трех из четырех основных порядков представлены все 5 типов плодовых тел, а в четвертом, *Trichiales*, отсутствуют только этиалии). Следуя логике И. В. Змитровича, мы могли бы ожидать, что на уровне семейств и родов ситуация изменится, эпиморфы «приблизятся» к таксонам, а на уровне вида — сольются с ними. Увы, если первое еще в какой-то мере справедливо (например, конструкция стебельчатого спорангия у *Trichiaceae* и *Stemonitidaceae* принципиально различна), то на уровне вида нас ждет полное разочарование: оказывается, один и тот же вид может образовывать спороношения сразу нескольких разных типов (например, *Badhamia melanospora*, *Didymium squamulosum*, *Physarum mutabile* и мн. др. образуют стебельчатые и сидячие спорокарпы а также плазмодиокарпы. Иногда подобное разнообразие наблюдается даже в пределах «колонии», сформированной одним плазмодием. Один и тот же вид (и особь!) миксомицета, на одной и той же стадии развития, попадает в три различных «класса» эпиморфемы! Вот вам и сращение на видовом уровне.

Однако И. В. Змитрович, как высокоэрудированный специалист, разумеется, осведомлен о проблемах такого рода. Он противопоставляет им тезис, что по мере учета как можно большего количества признаков эпиморфологическая система неизбежно приближается к генетической — т. е. при анализе одного-единственного морфопризнака системы могут и не совпасть, но уж

если проанализировать все и вся — тогда совпадение будет полным. Да, теоретически это так, особенно если среди признаков, учтенных в эпиморфеме (!), окажутся хромосомные числа и структура вариативных участков генома. Однако автор не учитывает, что старая добрая мечта об «учете всех признаков» потерпела в систематике грандиозное фиаско, — не только в силу своей явной утопичности, но и потому, что породила проблему иерархии, «значимости» этих самых признаков, обоснованности их включения в систему того или иного типа.

Здесь мы вплотную подходим к фундаментальному вопросу о том, какие признаки вообще можно использовать в эпиморфологии, а какие — нет. Как справедливо отмечает И. В. Змитрович, это вопрос тесно связан с учением об «адаптивных» и «инадаптивных» признаках.

На первых же страницах своего труда И. В. Змитрович выдвигает принцип-максиму «*все признаки адаптивны*», и подчеркивает, что иногда систематики эту адаптивность игнорируют, т. к. проявляется она на ином структурном уровне либо в иной период онто- и филогенеза. Такому крайнему адаптационизму можно, как минимум, противопоставить данные А. А. Любищева, который указывал на недоказуемость приспособительной природы многих морф, их стохастическую, сцепленную или даже скрытую модификационную основу. Интересно, что И. В. Змитрович цитирует высказывания С. В. Мейена о «непроверяемости, расплывчатости и неэвристичности» большинства адаптационистских гипотез, однако не оспаривает его, а смещает акцент на метамерную (модульную) теорию как способ выхода из этого тупика — способ, безусловно, ценный, однако не решающий самой проблемы.

Вера во «всеобщую адаптивность» давно уже стала чем-то вроде биологической религии. Видя ярко окрашенные плоды растений, мы привычно объясняем это тем, что они привлекают внимание птиц, распространяющих семена. Обнаружив столь же яркую окраску в корнеплодах редиса (которые никто не видит и не распространяет) адаптационист, конечно, запнется, но ненадолго: должно быть содержащиеся в корнеплоде антоцианы отпугивают вредителей. Хорошо, но почему тогда у других растений корнеплоды не окрашены? Наверно они защищаются от вредителей как-то иначе... и так далее. Аналогично можно действовать и в мире грибов: красная шляпка *Russula emetica* — это предупреждение о токсичности. Красная шляпка *R. vesca* — вероятно, мимикрия под ядовитые виды. А как же остальные сыроежки — с желтыми, зеле-

ными, и, главное, белыми шляпками? Ничего, тоже что-нибудь придумаем...

По сути, невозможно себе представить сочетание признаков, которое адаптационисты не смогли бы объяснить. А в этом легко усмотреть нарушение фундаментального Принципа фальсификации, выдвинутого Карлом Поппером: по-настоящему научным является лишь то знание, которое может быть опровергнуто фальсифицированными данными. Т. е. если бы кто-то в результате подделки произвел «организм», структура которого поставила бы адаптационистов в тупик, их теорию можно было бы считать научной. Увы, адаптационизм *подозрительно всесилен*: он способен объяснить любой парадокс... Для сравнения заметим, что представить «фальсификацию», ставящую в тупик систематика или морфолога, совсем не трудно.

На мой взгляд, догматический адаптационизм лишает нас возможности увидеть важнейший аспект биологической реальности. Он устраняет из рассмотрения наиболее удивительные феномены конвергенции — те, что обычно называют аналогиями органов (понятие, довольно близкое к авторскому термину «планиморфа», хотя последнее намного точнее и конкретнее). И. В. Змитрович пишет: *«планиморфы принципиально не поддаются рациональной систематизации (какую эвристическую силу имела бы система, объединяющая баобаб, рамарию, цветную капусту и коралловый полип по единственному признаку характера ветвления?)...»*. Спору нет, современная морфология *не готова* рационально систематизировать сходство рамарии и цветной капусты. Однако игнорировать это сходство, считать его лишь «биологическим курьезом» — на мой взгляд, несерьезно. Природа полна таких курьезов, она буквально состоит из них. Но, ослепленные адаптационизмом, мы разрешаем себе замечать лишь отдельные, преимущественно зоологические примеры, для которых доступна «приспособительная» трактовка (крылья бабочки и птицы, плавники голожаберного моллюска и кита). От остального — просто отмахиваемся, как отмахивались ранние эволюционисты от законов наследственности.

В основе морфы лежит морфогенез. Его закономерности — одна из наиболее глобальных нерешенных проблем современной биологии. Это надо, как минимум, признать — и двигаться дальше. Первый шаг на этом пути — признание очевидного: одна и та же форма может возникнуть на принципиально разной основе. Например, каждый конкретный тип кристаллической решетки имеют соединения совершенно разного атомарного состава. Только это —

не курьез, а закономерность, базирующаяся на структуре молекул и структуре связей между ними.

В живых системах этот принцип тоже работает (например, ультраструктура клеточных стенок грамположительных бактерий, растений и грибов удивительно похожа, хотя химическая природа каждого отдельного компонента заметно отличается). То же можно найти и на макро-уровне: одна и та же форма не только обнаруживается у неродственных организмов, но и возникает на принципиально различной структурной основе (форма ризоидов одноклеточных *Chytridiales* вполне подобна форме корней дерева — неужели это просто «курьез»?). Мы прекрасно понимаем сходство на основе родства. Чуть хуже, но все же понимаем сходство на основе адаптаций. Может быть, существует сходство и иной, *третьей* природы?

Число существующих в природе систем роста, типов нарастания и ветвления, явно ограничено. Этот феномен может и должен быть формализован и систематизирован. И тогда сходство рамарии и цветной капусты перестанет быть курьезом, как перестало быть курьезом сходство человека и обезьяны.

Итак, похоже, что реальность «чистых адаптаций» недоказуема и непроверяема как религиозная догма. Однако, для эпиморфолога суть проблемы — не в адаптивности как таковой, а в том, можно ли разделить признаки организмов на «эпиморфологические» (адаптивные) и «таксономические» (инадаптивные).

По моему мнению, подобная дихотомия возможна и даже необходима, хотя, вероятно, и требует несколько иной терминологии. В простейшем случае речь идет о 1) признаках, которые на данном этапе представляются *неотъемлемыми и уникальными* атрибутами монофилетической группы, иными словами ее апоморфиями и 2) признаках, для которых доказана возможность их *многократного независимого* возникновения. Разделяя кладистическую парадигму, мы считаем, что предметом филогенетической систематики могут быть только признаки первой категории. Эти признаки в большинстве своем скрыты от поверхностного наблюдателя — не потому, что филогенетиков тянет к «скрытой реальности», а просто потому, что данные структуры представляют собой следы древних, уже неактуальных адаптаций. В настоящее время эти признаки выведены из-под давления отбора — и поэтому более стабильны. Вот почему они помогают реконструировать филогенез, но мало о чем говорят эпиморфологу.

Приведем пример. Никто не будет ставить под сомнение, что структура жгутикового аппарата — адаптивный признак. Однако преимущества совершенного гетероконтного аппарата *Chromalveolata* перед достаточно архаичным изоконтным у *Archeplastida* вряд ли вносят какие-либо коррективы в эпигенетические взаимодействия между, например, пероноспорными грибами и плаунообразными, или как-то влияют на макроморфологию этих существ. На уровне многоклеточных наземных организмов признак жгутикования находится вне поля эпиморфологии.

Вторая категория признаков (многократно возникающие) — напротив, являются центральным объектом эпиморфологии, или, точнее, эпиморфологической систематики. И дело не в том, что этими признаками «должен хоть кто-то заниматься», а в том, что сам факт конвергенции представляет собой центральную проблему морфологии. Признак, возникший лишь однажды, «парсимонически» можно считать возникшим случайно, и анализировать его приспособительную природу можно только *ad hoc*. Но если признак возникает многократно — очевидно, что за ним стоит *закономерность*, и вскрытие этой закономерности, ее морфогенетических, эпигенетических, биофизических основ — беспрецедентная по своей важности задача. Именно ее решение и может стать основой для создания «естественной» эпиморфемы.

В заключение рассмотрим еще один интересный вопрос, поднятый в книге И. В. Змитровича. Замечательным достижением автора является диверсификация понятия эпиморфы на три самостоятельных аспекта — плано-, текто- и стилморфы. В микологии, где традиционным объектом морфологических сравнений является не сколько общий план строения (как в зоологии или альгологии) сколько строение отдельных деталей (преимущественно плодовых тел), разграничение плано- и тектоморф давно назрело и вносит в принципы эпиморфологической классификации крайне необходимую ясность.

Понятие стилморфы, по-видимому, нуждается в дальнейшей разработке, т. к. его определение крайне расплывчато — и в аспекте его отличия от других типов, и в аспекте его соотношения с понятием аналогии и гомологии структур. Понимаемая как «продукт поверхностной конвергенции форм, реализованной в рамках единого плана строения» стилморфа выглядит как совокупность органов, сходных и по происхождению и по морфологии, т. е. как *один и тот же* орган, наблюдаемый у родственных организмов (т. е. рука у шимпанзе и орангутанга — это стилморфа). Если же делать ак-

цент на эпитете «поверхностная», то не ясно, чем стиломорфа отличается от планиморфы.

Но в любом случае, предложенный автором подход имеет широчайшие перспективы. Обращает на себя внимание тот факт, что если существует три типа эпиморф, то в принципе могут быть простроены и три типа эпиморфем. Более того, эпиморфем вполне может быть и больше — это неизбежно просто потому, что эпиморфологических критериев очень много; к тому же, вполне возможно их сочетание в рамках компактной и познавательной системы-«гибрида».

Автор этих строк имеет опыт создания эпиморфемы, основанной на критериях, имевших широкое употребление в классической систематике (авто/гетеротрофия, одно/многоклеточность) и т. п. (Леонтьев, Акулов, 2004). Оценка этой системы — дело читателей, однако очевидно, что она не является ни «планиморфемой» по типу системы грибов Э. М. Фриза, ни «текторморфемой» типу системы И. В. Змитровича. В триаду вариантов эпиморф не вписываются даже такие группы как «растение», «животное» и «гриб» — это скорее уж «физиоморфы». Но, полагаю, что сбрасывать эти понятия со счетов пока преждевременно.

В заключение следует подчеркнуть, что издание книги И. В. Змитровича, несомненно, знаменует новый этап интереснейшей дискуссии, в которой, будем надеяться, рано или поздно родится научная истина.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Адаптации 14–29
— актуальные 29
— латентные 29
Адаптивные контексты 14
Адаптивный ортостих 50
Аллотопное видообразование
 41, 55
Апотеции 75
Аски 76, 98
Аскогон 43, 102
Аэрокопромицеты 157
Аэрооксиломицеты 157
Аэроксилломицеты 157
Аэрогумусомицеты 157
Аэромикомицеты 157
Аэромикоризомицеты 157
Базидии 98, 152, 180
Базидиомы 83–86
— агарикоидные 86
— гастероидные 86
— гипохноидные 86
— клавариоидные 86
— кортициоидные 86
— мерулиоидные 86
— плевротоидные 86
Вегетативная сфера 70–73
Вид 32, 38
Восхождения от абстрактного
 к конкретному метод 20
Вторичная структура кладо-
 таллия 26
Гамонтоцисты 98
Гаптоморфоз 136, 215
Гемикладомная структура 77,
 78
Гемитектоспора 146
Генеративная сфера 14, 26,
 34, 74, 98, 216
Генеративные гифы 104, 112
Геогумусомицеты 157
Геотропизм 80, 84, 155, 214–
 215
Гетерокариоз 45, 103
Гетерохронии 48
Гименофор 81, 83, 86–87
Гипоталлий 26, 98
Гифазма 79
Гифальные системы 104, 106–
 107, 110, 112–113, 119–134
Гифы
— арбориформные 116
— вздутые 119
— вторичные 105
— глеоплероидные 112
— млечные 115
— объединяющие 118
— «оленьи рога» 118
— первичные 105
— поддерживающие 111
— проводящие 115
— промежуточные 115, 118
— склерифицированные 105,
 135
— сплошные 117
— третичные 105
— усиковидные 114
— щетинковидные 116
Главная ось 116
Грады 19–20
Дрожжи 46, 66, 67, 70, 91–92
Желатинозные плодовые тела
 90

- Жизненная форма 30, 95, 156, 162
Жизненный цикл 93, 95, 99
Идиоморфы 46
Изоляция 39
— генетическая 40
— экологическая 41
Изореагент 37
Карпогенез 153, 211–212
Кладомы 11, 26, 77, 205
Кладоталлий 26–27, 34–35, 80–89
Кладофиты 204
Клады 19, 267
Клеточная стенка 58, 68, 95
Клиальные переходы 37
Конвергенция 49, 68–69, 75, 163, 166, 214, 223–224
Конидии 74, 95, 97, 99–102, 149–152, 168–169
Концептакулы 24, 42, 70, 74, 78, 100, 169, 193, 210
Метамеры 88, 92, 94, 200, 216, 218
Модификант 32
Модули 46, 65, 69
Морфогенетические ряды
 грибных пропагул Локэна 146
Морфогения 10, 12, 146–147, 150, 166, 200, 217, 223, 226
Морфотип 13–14, 23, 26, 28, 33, 54–55, 57, 60, 63, 65–67, 70, 72, 77, 80
Мультиккладом 206
Мутации 33
— геномные 44
— митохондриальные 44
— хромосомные 44
— эпимутации 44–45
Ниши экологические 47–54, 73
Нодулокарпия 153
Осевые филаменты 25, 33, 78, 134, 204, 214
Особь 210, 218, 219, 223, 257
Отбор против избыточности мтДНК 42
Палингенезы 12, 15
Параллельное развитие 9
Параллельные экотипы 49
Паренхиматозные структуры 72, 169, 208, 215
Паттерн организации 22, 224
Первичная структура кладоталлия 25, 33, 70
Перитеции 73, 74–75, 78, 169, 171–173
Пикниды 24, 99, 109
Пифагора дерево 206
План строения 10–12, 18, 21, 224, 261
Планиморфы 22–24, 26
Плевридии 78–79, 134, 204, 209
Подвид 36
Пол 102
Популяция 32
Преадаптивные признаки 16
Пробазидии 100
Протогамонт 73, 97
Прототаллический тип структуры 90, 169
Протофиты 201
Профетические признаки 16
Прозций 43, 100
Псевдоскелетные гифы 109–110
Радикалы морфогенетические 11, 25, 54
Разновидность 36

Ретроконвергенция 26, 75, 214
Рефрены 217
Сайт-специфическая транспозиция 44–46
Саркоскелетали 114
Связывающие гифы 115–116
Связывающие ткани 133
Сегментоцит 209
Симподий 206
Синтелом 216
Скелетно-связывающие гифы (клетки) 114
Скелетные гифы 103, 114
Слоевница лишайников (морфологическая эволюция) 76–77
Сперматангий 97
Споры 95, 99
Силоморфогенез 31
Силоморфы 26, 93, 102, 260
Стромы 70, 73–75, 78
Субгимений 88–89, 138, 152
Таксоны 17
Тектоморфы 23–25
Текущий гимений 138
Телейтоспоры 100
Теломы 216
Телофиты 214
Терминальные клетки давления 107
Типы развития 211

Типы структуры 202, 208
Утолщенный гимений 138
Физалогифы 110, 149
Филаменты 197
Филлоиды 216
Филлом 218
Формы роста 26
Фрактальные структуры 206
Фундаментальные ткани 133
Ценогенез 53
Ценопопуляция 32, 219
Ценоцит 65
Ципфа закон 47
Цисты 23, 97, 204
Цитоскелет 26, 58, 62, 68, 70, 96, 197
Эвгамонт 97
Экада 32
Экзокарпия 153
Экологические группы 28
Экоморфа 19
Экоморфогенез 53
Экоморфоцикл 92
Экотип 32–35, 161
Экофен 32
Экоэлемент 33
Элиминация 37
Энантиоморфы 168
Эндокарпия 153
Эциоспоры 101

ОГЛАВЛЕНИЕ

От Редактора	5
Введение	9
Глава 1. Основные понятия морфогении	12
Все признаки адаптивны	12
Таксономия: экоморфология + филогенетика	17
Уточнение эпиморфологической терминологии	20
Разумные ограничения градации эпиморф	28
Глава 2. Стилomorphicенез и видообразование	31
Базовые определения	31
Специфика путей видообразования у грибов	37
Факторы рекомбинации, половой дифференциации и генетической изоляции у высших грибов	41
Закон Ципфа	47
Распространение и флорогенез	49
Видообразование и морфогенез: две стороны одного процесса ..	53
Глава 3. Общие принципы морфологии грибов	55
О грибном морфотипе вообще	55
Водорослевые гипотезы происхождения грибов	61
Протозойно-хитридная гипотеза	62
Морфотипы грибов	65
Морфотипы кладоталлия	70
Экоморфоцикл	92
Глава 4. Морфология гиф. Гифальные системы	103
Исторический обзор	103
Терминологическая ревизия	113
Гифальные системы и вопросы морфогении полипоровых грибов	133
Глава 5. Развитие исследований по описательной и теоретической морфологии высших грибов.....	137
1. Исследователи, внесшие крупнейший вклад в морфологию высших грибов	137
Эдред Джон Генри Корнер	137
Мариус Шадфо	141

Марсель Локэн	143
Хайнц Клеменсон	147
2. Краткий обзор эпиморфологических систем высших грибов ..	155
Глава 6. Конспект эпиморфологической системы высших грибов	168
Глава 7. Философия растительной формы	195
Что такое растение?	196
I. Протофиты	201
II. Кладофиты	204
III. Телофиты	214
Заключение	223
Литература	227
Epimorphology and tectomorphology of higher fungi. Summary	256
Д. В. Леонтьев. Филум и эпиморфа в мире грибов: сближение или противопоставление? (Размышления над книгой И. В. Змитровича «Эпиморфология и тектоморфология высших грибов»)	260
Предметный указатель	267

Научное издание

Змитрович Иван Викторович

Эпиморфология и тектоморфология высших грибов
(под ред. С. П. Вассера).

СПб., 2010. 272 с.

Folia Cryptogamica Petropolitana. 2010. No 5.
ISSN 1810-9586.

Допечатная подготовка – И. В. Змитрович

Печать 15.XII.2010

ООО АБЕВЕГА,

197101, г. Санкт-Петербург, Каменноостровский просп., д. 10